

Biogeografía y evolución del Clado *Nolana* (Nolaneae-Solanaceae)

MIYUKI TAGO-NAKAZAWA

Botanical Gardens

University of Tokyo

3-7-1 Hakusan, Bunkyo-Ku

Tokyo, 112-0001, Japan

Email: miyuki@ns.bg.s.u-tokyo.ac.jp

MICHAEL O. DILLON

Department of Botany

The Field Museum

Chicago, IL 60605 USA

Email: dillon@nolana.com

Resumen

La vegetación costera de Perú y norte de Chile, denominada Formaciones de Lomas, está compuesta de elementos florísticos provenientes de varias fuentes biogeográficas. El clado *Nolana* (Nolaneae-Solanaceae) resalta como el elemento florístico más conspicuo y de mayor distribución en estas formaciones; y la historia evolutiva de *Nolana* podría darnos indicios de la edad y el origen de los desiertos costeros. Los miembros del clado *Nolana* tradicionalmente han sido reconocidos a nivel familia (Nolanaceae) o subfamilia (Nolanoideae) debido a la morfología inusual de su carpelo, sin embargo, estudios de mapeo de sitios de restricción del ADN cloroplastidial, recientemente han ubicado a *Nolana* L. dentro de la familia Solanaceae relacionado estrechamente con *Lycium* L. y *Grabowskiia* Schlecht., en un clado donde también se encuentran *Hyoscyamus* L. y *Atropa* L. Nuestros estudios de relaciones filogenéticas dentro del clado *Nolana* incluyen datos de morfología, fisiología, y datos moleculares de secuencias de ITS y *matK*. El establecimiento de una filogenia putativa para el clado *Nolana* provee un marco para probar hipótesis de carácter evolutivo y biogeográfico. De los muchos géneros propuestos dentro del clado *Nolana*, nuestros datos preliminares de ITS y *matK* apoyan el reconocimiento de tres subgéneros o secciones, *Nolana*, *Alona* Lindl., y tal vez *Sorema* Lindl. Adicionalmente, nuestros estudios apoyan el reconocimiento de ca. 83 especies: 40 especies de Perú, 39 especies de Chile, 3 especies distribuidas en Perú y Chile, y una especie en las Islas Galápagos. Desde 1983, realizamos estudios de campo a través del rango de distribución del clado *Nolana*, y encontramos varias colectas de Perú y Chile que pueden garantizar formalmente su reconocimiento taxonómico. Nuestros estudios señalan al norte de Chile como el centro de origen del clado *Nolana* y se han registrado ejemplos de simpatria secundaria extensiva en dicha área. La evolución de la diversidad dentro del grupo, debe ser vista en el contexto de cambios climáticos y geológicos ocurridos en los desiertos costeros de Sudamérica, incluyendo cambios en los ciclos glaciales y de niveles del mar, el levantamiento continental, cambio global del clima, y el desarrollo histórico de patrones climáticos del ENSO (El Niño).

Abstract

The vegetation of coastal Peru and northern Chile, termed «lomas» formations, is composed of floristic elements from various biogeographic sources. The *Nolana* clade (Nolaneae-Solanaceae) stands out as the most wide-ranging and conspicuous floristic element of these formations; and the evolutionary history of *Nolana s.l.* may hold clues to the age and origin of the coastal deserts. In most modern classifications, members of the *Nolana* clade have been recognized at the familial (Nolanaceae) or subfamilial (Nolanoideae) rank due to its unusual carpel morphology, but chloroplast DNA restriction site mapping studies have recently provided evidence that *Nolana* L. clusters within the family Solanaceae with closest relationships to *Lycium* L. and *Grabowskia* Schlecht. in a clade that also contains *Hyoscyamus* L. and *Atropa* L. Our studies of the phylogenetic relationships within the *Nolana* clade include data from morphology, physiology, and molecular data from ITS and *matK* sequencing. The establishment of a putative phylogeny for the *Nolana* clade provides a framework for testing hypotheses of character evolution and biogeography.

Of the many genera proposed within the *Nolana* clade, our preliminary ITS and *matK* data provide weak support the recognition of subgenera or sections *Nolana*, *Alona* Lindl. and *Sorema* Lindl. In addition, our studies support the recognition of ca. 83 species: 40 species from Peru, 39 species from Chile, 3 species distributed in both Peru and Chile, and one species in the Galapagos Islands. Beginning in 1983, field studies have been made throughout the range of the *Nolana* clade, and we have encountered several collections that may warrant formal taxonomic recognition from both Chile and Peru. Our studies point to northern Chile as the origin for the *Nolana* clade and examples of extensive secondary sympatry are recorded from that area. Evolution of diversity within this group must be viewed in the context of the climatic and geological changes within the deserts of coastal South America, including glacial cycles and sea-level changes, continental uplift, and global climate change, and the historical development of ENSO (*El Niño*) weather patterns.

Introducción

La biogeografía histórica está comprometida con el desarrollo y pruebas de hipótesis relacionando los cambios distribucionales de los organismos cuando estos emprenden su desarrollo evolutivo sobre la dinámica superficie terrestre (Brown & Lomolino, 1998). Nuestra capacidad de reconstruir estos eventos requiere información de muchas fuentes, incluyendo un sólido conocimiento de la diversidad biológica en todos sus niveles, anatomía, morfología y biología reproductiva, distribuciones actuales y parámetros ecológicos, información de climas pasados, y filogenias reconstruidas de los organismos (Morrone & Crisci, 1995). En este trabajo proporcionamos un resumen de nuestro conocimiento actual de un grupo de plantas, el clado *Nolana* (Nolaneae-Solanaceae), incluyendo su diversidad, morfología, distribución geográfica, y ecología en nuestro intento de reconstruir la evolución y biogeografía del grupo.

Formaciones de Lomas

A lo largo de aproximadamente 3500 km de la costa occidental de Sud América (5°-

30° LS.), los desiertos de Perú y Atacama forman un cinturón continuo e hiperárido, interrumpido solo ocasionalmente por valles ribereños provenientes de la Cordillera de los Andes (Rundel et al., 1991). Una combinación de factores es responsable para el desarrollo de las condiciones hiperáridas a lo largo de la costa. Tiende a estar aislado de los patrones climáticos del este por la Cordillera Andina con montañas que alcanzan más de 3500 m. Existe una remarcable homogeneidad de temperatura en toda la extensión latitudinal del desierto el cual es el resultado de la influencia del frío, temperaturas de la superficie marina asociadas con la Corriente de Humboldt (Corriente Peruana) que fluye de sur a norte. Esto, combinado con la posición estable, el anticiclón subtropical, da lugar a un clima costero templado, uniforme con formaciones regulares de gruesos bancos de nubes tipo estratos por debajo de 1000 m durante los meses de setiembre a diciembre.

Además de estas neblinas estacionales, la región costera está influenciada también por periódicos y recurrentes eventos de las oscilaciones del Pacífico Sur El Niño (ENSO). Los fenómenos físicos detrás del fenómeno ENSO son complejos y una explicación completa está fuera del alcance de este artículo. Pero de manera simple, las condiciones de El Niño prevalecen cuando las aguas normalmente frías de la costa occidental de Sud América son desplazadas por cuerpos de aguas más calientes, superficiales y subsuperficiales del Pacífico occidental que estimulan breves períodos de lluvia copiosa y temperaturas relativamente altas. Este flujo de humedad disponible tiene efectos profundos sobre las formaciones de lomas e indudablemente ha contribuido a moldear su composición y estructura, principalmente en la estimulación de florecimiento masivo que aprovisionan los bancos de semillas para plantas anuales y perennes. El impacto de las condiciones de El Niño sobre esta comunidad es obvio, y uno solo puede preguntarse cómo sería la vegetación costera en ausencia de estas condiciones. Potencialmente, los niveles de la diversidad florística podrían ser mucho menores y la migración y establecimiento más difíciles dentro y entre las formaciones. Los datos históricos relacionados con la aparición de las condiciones climáticas de El Niño sugieren que este fenómeno se presentó hace 5,000 - 15,000 años (Fontugne et al., 1999; Rodbell et al., 1999; Sandweiss et al., 1999). Registros más antiguos a plazo largo de El Niño son más difíciles de establecer pero los resultados a partir del estudio de fósiles de coral señalan que condiciones semejantes a El Niño pueden haber existido por 12,000 años (Hughen et al., 1999). Nuestros datos no permiten la estimación del surgimiento de las condiciones de El Niño, pero prescindiendo de su edad, los eventos de ENSO han ayudado a moldear las comunidades costeras presentes actualmente (Dillon & Rundel, 1990).

Las fluctuaciones climáticas de corto plazo, tal como el evento de El Niño (ciclos de 5 - 50 años), y cambios climáticos a largo plazo asociados con los ciclos glaciales (13,000 - 20,000 años) han influido en los principales cambios en las floras asociadas con la Cordillera Andina. Los ciclos glaciales han tenido efecto global antes y a través del Pleistoceno. La formación de glaciales sobre la cima de las montañas han causado fluctuaciones dramáticas del nivel del mar. Se estima que la disminución del nivel del mar ha oscilado entre 120 - 230 m y esta disminución habría cambiado significativamente la posición de la orilla del mar con relación al actual, lo cual expuso el talud continental del norte de Perú. Esta

acción habría desplazado las comunidades vegetales, especialmente desde 5° hasta los 15° LS. Estos cambios habrían ocasionado que algunas especies cambien su medio ambiente, un grupo se adaptó a los cambios, y otros redujeron su rango distribucional y mostraron una eventual extinción. Estos cambios habrían influido profundamente sobre la evolución de la flora y fauna del desierto costero proporcionando aislamiento geográfico y oportunidades para la combinación de poblaciones y/o diferentes especies producto del intercambio de genes (Tallis, 1991).

La vegetación nativa del desierto costero comprende más de 1300 especies, muchas de ellas altamente endémicas y en gran parte restringidas a las zonas de neblina o formaciones de *lomas* (Dillon, 1997; Dillon & Hoffmann, 1997). Las comunidades de las *lomas* se presentan como islas discretas de vegetación y separadas por distancias variables del hábitat hiperárido desprovisto de toda forma vegetal. El crecimiento de las plantas es dependiente de la disponibilidad de humedad y tolerancia a la sequía de cada especie, una combinación de las condiciones climáticas y esencialmente la ecofisiología determinan la composición de las comunidades. Estas son altamente variables y consisten de una mezcla de vegetación anual, perenne de corta vida y leñosa. De manera general, las especies pueden agruparse en categorías amplias de origen: 1) pantropicales de amplio rango o especies herbáceas (incluyendo las especies de las orillas marinas); 2) disyunciones anfitróficas de los desiertos de Norte América; 3) disyunciones andinas, y 4) endémicas de las *lomas*, tanto las de amplia distribución en el desierto o restringido a una o pocas localidades. El endemismo frecuentemente supera el 40% en comunidades individuales y típicamente incluye géneros endémicos en algunas familias (Duncan & Dillon, 1991).

La diversidad y niveles de endemismo encontrada dentro de la flora de los desiertos de Atacama y Perú y la hipótesis relacionada con la edad de los mismos plantea una paradoja. Algunos autores han argumentado que la aridez costera de estos desiertos es completamente reciente o joven (Arroyo et al., 1990), tal vez la edad del Holoceno (10,000 ac), mientras otros autores le dan una mayor antigüedad pero influenciada por los ciclos pluviales (Alpers & Brimhall, 1988; Rundel et al., 1991). Como un complemento a la biodiversidad comparativa y estudios ecológicos, donde la reconstrucción filogenética está disponible hemos examinado patrones de interrelación entre las plantas.

Dentro de las formaciones de *lomas*, hemos estudiado uno de los elementos más conspicuos de la flora desértica, el clado *Nolana*. Este grupo destaca como el de mayor distribución y variación de la flora costera con especies distribuidas desde el norte del Perú hasta el sur de Chile y las islas Galápagos (Fig. 1, Tabla 1). Es uno de los pocos géneros que se encuentra en casi todas las formaciones lomales, y presenta más de 80 especies, sobresaliendo como una de los taxa más diversos (Fig. 2). La diversidad primaria dentro de este clado ha sido estimada por diversos autores y la clasificación dentro del grupo ha sido dinámica, con cambios a nivel de familia, género y de especie (vea abajo). Desde 1983, hemos colectado más de 50 de las 83 especies reconocidas efectuando observaciones ecológicas a través de su rango geográfico. Además, hemos completado algunas líneas de investigación, incluyendo morfología, cruzamientos, estudios de tricomas y mericarpos a través de microscopía electrónica de barrido (SEM), y sistemática molecular. Tratando de establecer las relaciones filogenéticas de *Nolana*, proporcionamos un bosquejo para discutir la hipótesis de evolución

del carácter, por ejemplo, el gineceo único, relaciones interespecíficas y el origen del clado *Nolana*.

Historia taxonómica

La historia taxonómica inicial de este clado ha sido discutido por Johnston (1936) y Mesa (1981) y estas publicaciones han sido consultadas para detalles de la nomenclatura inicial en el grupo. Los diversos géneros propuestos para este clado son listados en la Tabla 2. El género *Nolana* L.f. (Linnaeus f., 1762) fue basada en *N. prostrata* L. (= *Nolana humifusa* Gouan). Ruiz y Pavón (1799) añadieron cuatro especies del sur de Perú. Incluyendo *N. coronata*, *N. inflata*, *N. spathulata*, y *N. revoluta* (= *N. pallida* Johnst.). En 1836, Gaudichaud colectó varias especies a lo largo de la costa de Perú y Chile y publicó 16 láminas representando 9 nuevas especies y 5 nuevos géneros: *Bargemontia*, *Gubleria*, *Leloutrea*, *Rayera* y *Velpeaulia* (Gaudichaud, 1849-57). Lindley (1844) estudió el grupo y describió *Alona* Lindl., *Dolia* Lindl., *Aplocarya* Lindl. y *Sorema* Lindl.

Dunal (1852) reconoció 33 especies en cinco géneros, *Nolana*, *Dolia*, *Alibrexia*, *Aplocarya*, y *Bargemontia*. En la tribu Nolaneae en la familia Solanaceae, Miers (1841-52) describió *Alibrexia* y examinó las especies descritas detalladamente. El expresó claramente su desacuerdo con el trabajo de Dunal en ubicar a *Nolana* dentro de Solanaceae e insistió que el grupo debería ser colocado en una familia independiente después de Boraginaceae y antes de Convolvulaceae. Miers reconoció la estrecha relación entre *Nolana* s.l y *Grabowskia* Schlect. y ubicó a este último dentro de una tribu en las Nolanaceae. Bentham y Hooker (1873) reconocieron 27 especies en cuatro géneros, *Alona*, *Nolana*, *Dolia*, y *Bargemontia*, en la tribu Nolaneae en la familia Convolvulaceae. Philippi añadió dos nuevos géneros para el taxa chileno, *Osteocarpus* (1884) y *Pachysolen* (1895)

Johnston (1929, 1931) describió 18 nuevas especies para Chile y Perú y proporcionó la primera monografía moderna (1936) para el grupo tratando 63 especies. Viajó y colectó extensamente desde el sur de Perú hasta el norte de Chile durante el extraordinario fenómeno El Niño en 1925, permitiéndole estudiar muchas especies en condiciones de campo. Johnston (1929) inicialmente aceptó tres géneros, *Nolana*, *Alona*, *Bargemontia*, pero en su monografía de 1936, decidió que *Bargemontia* no podría mantenerse como género diferente, sino dentro de *Nolana*.

En la década de 1940, Ferreyra empezó a coleccionar a lo largo de la costa peruana y describió 13 nuevas especies de *Nolana* (1953, 1955, 1960, 1961, 1974). Vargas (1954) describió dos especies del interior de Perú, y Marticorena y Quezada (1974) describieron una especie chilena adicional, haciendo un total de ca. 80 especies aceptadas por los diversos autores. Mesa (1981) autor de la más reciente monografía, interpretó al grupo rigurosamente, y aceptó un solo género, *Nolana*. Su concepto del género incluye dos secciones, *Nolana* sección *Alona* (Lindl.) Miers con cinco especies y *Nolana* sección *Nolana* con dos subsecciones, *Nolana* secc. *Nolana* subsecc. *Bargemontia* (Gaud.) Mesa con siete especies y *Nolana* secc. *Nolana* subsecc. *Nolana* con seis especies. La gran mayoría de las especies fueron reducidas a sinónimos y aceptándose sólo 18 especies. Recientemente, Mesa (1997; et al. 1998) han ampliado su concepto y aceptan 70 especies.

En nuestros estudios, hemos encontrado al menos cuatro especies nuevas para la ciencia las mismas que se están describiendo en otra parte. El listado de nombres propuestos de ninguna manera implica publicación válida en este trabajo. Después de estudiar este grupo, incluyendo los tipos, nosotros reconocemos un total de 83 especies en un solo género *Nolana* (Tabla 1). Realmente se cuenta con evidencias para reconocer dos subgéneros, *Nolana* y *Alona*, estas y otras categorías subgenéricas se continúan evaluando. Prescindiendo de su posición jerárquica o el número de géneros reconocidos, los componentes dentro del clado *Nolana* forman un grupo bien definido y obviamente monofilético diagnosticado por su singular ovario de mericarpos.

La familia Nolanaceae fue propuesta por Dumortier (1829). En algunas clasificaciones modernas, los miembros del clado *Nolana* han sido reconocidos a nivel de familia (Cronquist, 1981; Mesa, 1986) o a un rango de subfamilia dentro de Solanaceae (Dahlgren, 1980; D'Arcy, 1979, 1991; Takhtajan, 1980; Thorne, 1968, 1983). En la clasificación de D'Arcy, fueron reconocidas 22 especies en dos géneros, *Alona* y *Nolana* en la tribu Nolaneae (Solanoideae). El estatus familiar de *Nolana* fue probado por Olmstead y Palmer (1992) usando técnicas de mapeo de sitios de restricción de DNA cloroplastos. Sus estudios apoyaron el reconocimiento del clado *Nolana* dentro de Solanaceae y profundamente inmersos dentro de la subfamilia Solanoideae (Solanaceae) y relacionadas con *Lycium* L. y *Grabowskia* Schlecht. . Es necesario destacar que colocando a *Nolana* dentro de las Solanaceae, llega a ser el quinto género más grande en la familia, detrás de *Solanum* (1000 spp.), *Lycianthes* (200 spp.), *Cestrum* (175 spp.) y *Nicotiana* (95 spp.) (D'Arcy, 1991)

Morfología y citología

Todos los miembros del clado *Nolana* pueden considerarse esencialmente herbáceos con grados de lignificación que varían del prácticamente ausente (anuales) a moderados (arbustos débiles) (Carlquist, 1987). Nosotros hemos planteado la distribución geográfica de lignificación y encontramos que la mayor concentración de especies leñosas se encuentran en el norte de Chile (ca. 20°- 26° LS.) y la mayoría de las anuales y hierbas perennes se presentan en el sur de Perú (12°-18° LS.) (Fig. 3; Tabla 1). Los miembros del subgénero *Alona* son esencialmente leñosas y están confinadas a Chile, por ejemplo, *N. rostrata* (Fig. 4). El subgénero *Nolana* contiene especies de vida larga, pero esencialmente herbáceas anuales con una roseta de hojas basales, por ejemplo, *N. rupicola* (Fig. 5) y perennes decumbentes de amplio alcance y arbustos como en *N. gayana* (Fig. 6). La cantidad de humedad disponible es el principal factor que determina el tamaño y aspecto de ramificación de las especies anuales y la adicional humedad de años de El Niño permite observaciones de máximo desarrollo. En algunas especies anuales (p.ej., *N. acuminata*, *N. adansonii*, *N. gracillima*), la floración puede presentarse inicialmente en la fase de desarrollo y después que la planta ha alcanzado solo unos pocos centímetros. Usualmente los tallos no están modificados y las flores solitarias ubicadas en la axila foliar. En especies del sur de Perú, existen modificaciones del talo en inflorescencias reconocibles. *N. weissiana* y *N. inflata* tienen una roseta basal de hojas y ramificaciones florales escaposas. En *N. scaposa*, la condición es bien desarrollada y la inflorescencia es una rama modificada con brácteas florales subtendidas. Otras en el norte de Chile, tal como *N. elegans* y *N. acuminata*, tienen

tallos laxos y flores solitarias. Si alcanzan la madurez con un continuo suministro de agua, algunas especies a rosetas (p.ej., *N. rupicola*) formará un tallo central que empieza con otra roseta. El hábito en *N. flaccida* es completamente variable; puede comportarse como planta anual y con flores que alcanzan una altura de solo pocos centímetros, pero si el agua es ilimitada, madurará para formar un arbusto con muchas ramas, semileñoso de algunos metros de diámetro y que persiste por algunos meses.

En las Lomas de Sama, en el sur de Perú, *Nolana pallidula* se presenta sobre los ondulantes colinas cubiertas de neblinas. Esta dispersa flores anuales inicialmente en la secuencia de floración, y cuando los individuos se aproximan a la senescencia, las ramas se curvan hacia adentro, formando una esfera (Fig. 7). Con vientos fuertes, comunes en la región, la planta esencialmente adopta características globosas y es desplazada rodando sobre las dunas. Es probable que esta adaptación proporciona un método para la dispersión de la semilla.

La morfología foliar varía grandemente, desde limbos foliares con diferenciación de peciolo hasta formas modificadas, suculentas, teretes o esféricas. La reducción de las hojas es pronunciada en especies arbustivas de ambos subgéneros *Alona* y *Nolana*. Por ejemplo en *Nolana carnososa* (subg. *Alona*) y *N. tocopillensis* (subg. *Nolana*) las hojas están reducidas a ca. 5 mm de longitud y 1 mm de ancho. En *N. sedifolia* (subg. *Nolana*), las hojas son esféricas con ca. 1 cm de ancho y longitud, destacando como las hojas más pequeñas dentro del género. Por el contrario, las hojas basales en *N. rupicola* alcanzan longitudes de hasta 15 cm y casi 10 cm de ancho.

Existen diferentes tipos de tricomas foliares presentes, incluyendo aquellas ramificadas (dendríticos) o no ramificados no glandulares, tricomas glandulares y glándulas salinas. Todos estos tipos de tricomas han sido reportados previamente para otros miembros de las Solanaceae (Haegi, 1991). La cantidad de pubescencia es variada y fluctúa de esencialmente glabra (p.ej., *N. adansonii*, *N. gracillima*, *N. thinophila*) a densamente pubescente canescente (p.ej., *N. albescens*, *N. peruviana*, *N. incana*, *N. villosa*). Una de las especies con glándulas salinas, *N. flaccida*, tiene glándulas productoras de sal que cubren las hojas siendo más efectivas en humedad condensante de atmósferas insaturadas (Mooney et al., 1980). Este tipo de condensación de la humedad se encuentra también en *N. adansonii*, donde las hojas se observan brillantes y al tacto se palpa untuosa.

La morfología floral es relativamente uniforme en el clado *Nolana*, pentámeras, perianto fusionado con cáliz y corola diferenciados. Los lóbulos del cáliz son iguales a subiguales en longitud y pueden estar libres apicalmente o desigualmente fusionados. Las corolas son regulares, o más comúnmente, irregulares a débilmente zigomórficas, con las modificaciones primarias en el tamaño, forma y patrones de coloración (Fig. 8). El color más común es lavándula a azul, con variaciones considerables en las bandas de color o venas coloreadas dentro de la garganta. Ambas formas pigmentadas o blancas son observadas en la mayoría de especies incluso si la frecuencia no es grande. Se han registrado corolas blancas en *N. acuminata*, *N. cerrateana*, *N. confinis*, *N. gayana*, *N. humifusa*, *N. pallida*, *N. rupicola*, *N. scaposa* y *N. villosa*.

El androceo consta de cinco estambres fértiles con filamentos desiguales en longitud (2 cortos, 3 largos) y adnatos en la base de la corola, el polen es azul o blanco. El gineceo fijo sobre un disco hipogino (receptáculo) bien desarrollado y típicamente presenta 5 carpelos, con un estilo simple, ya sea apical como en el subgénero *Alona* o ginobásico como en el subgénero *Nolana*, y un estigma capitado, húmedo. En las Solanaceae, el ovario es predominantemente 2-carpelar, pero en el clado *Nolana* generalmente 5-carpelar. Esta es la diferencia por la cual los investigadores han ubicado al clado *Nolana* en su propia familia, Nolanaceae (Bondeson, 1986; Cronquist, 1981; Johnston, 1936; Mesa, 1989; Saunders, 1936). Puede ser injustificado enfatizar esto tan solo por la estructura típica del mericarpo. Es menester destacar que *Nicandra physalodes* (L.) Gaertner, aunque no está estrechamente relacionado con *Nolana*, es un indiscutido miembro de las Solanaceae, pese a presentar gineceo 5-carpelar (Huber, 1980; Hunziker, 1979).

Dos modificaciones fundamentales del ovario han definido la clasificación interna de *Nolana* s.l. Mientras solo unas pocas especies han sido estudiadas en detalle, se ha investigado la anatomía floral y desarrollo en miembros representativos de cada uno de los subgéneros (Armstrong, 1986; Bruno, 1994; Bondeson, 1986; Huber, 1980). En el subgénero *Alona*, los carpelos están unidos en mericarpos 3-5-sulcados y multiseminados que están ampliamente pegados al receptáculo y unidos unos a otros lateralmente. En el subgénero *Nolana*, los carpelos son más profundamente lobados y compuestos de 2-30, 1-7-semillas, mericarpos definidos adheridos solo al receptáculo y libres, o prácticamente libres entre uno y otro. El número, forma y escultura externa de los mericarpos son completamente variables entre las especies. Algunas tienen los carpelos fuertemente connados, como en *N. spathulata* (Fig. 9, A) o fuertemente divididas o invaginadas como en *N. rupicola* (Fig. 9, B). Aunque lo más frecuente son cinco mericarpos, estos pueden reducirse a dos o tres como en *N. minor*, *N. foliosa*, *N. spergularioides*, y *N. tarapacana*, o ser más numerosa como en *N. scaposa* (~ 24 mericarpos), *N. adansonii* (15-20 mericarpos), o *N. rupicola* (~ 30 mericarpos). En pocas especies, *N. baccata*, *N. jaffuelii*, *N. parviflora*, y *N. pterocarpa*, los mericarpos son aplanados o comprimidos en forma de alas que pueden estar implicados en la dispersión de la semilla.

El recuento cromosómico reportado para el clado *Nolana* indica que el número básico de cromosomas es $x = 12$ con $2n = 24$ reportado a partir de las siguientes especies: *N. galapagensis* (Eliasson, 1970), *N. humifusa* (Datta, 1933, como *N. prostrata*), *N. paradoxa* (Di Fulvio, 1969), y *N. rostrata* (Di Fulvio, 1984). El último recuento representa solo lo reportado para algunos miembros del subgénero *Alona*. El recuento cromosómico dentro del género en las Solanaceae relacionadas potencialmente al clado *Nolana* incluye *Lycium* L. ($2n=24, 36, 48$), *Atropa* L. ($2n=50, 60, 72$), y *Hyoscyamus* L. ($2n=28, 34, 68$). No se han reportado recuentos para *Grabowskia*.

Distribución, Ecología y Ecofisiología

Las preferencias ecológicas del clado *Nolana* son esencialmente hábitats áridos y semiáridos distribuidos en toda la extensión de los desiertos de Atacama y del Perú. La más grande concentración de especies está en localidades cercanas al océano entre 50-600 m de

altitud y dentro de unos pocos kilómetros de la orilla de mar. El hábitat fluctúa ampliamente desde las dunas salinas de la playa (p.ej., *N. crassulifolia*, *N. carnososa*, *N. peruviana*, *N. thinophila*), hasta especies continentales y/o de altiplanicie (p.ej., *N. leptophylla*, *N. flaccida*, *N. urubambae*). Muchas de las especies chilenas (p.ej., *N. incana*, *N. mollis*, *N. peruviana*) crecen en hábitats denominadas «aguadas» los cuales son áreas húmedas alimentadas por agua subterránea al otro lado de las quebradas secas, típicamente altamente salinas o alcalinas. Cuando la humedad disponible no es limitante, los individuos pueden alcanzar grandes proporciones con una sola planta de *N. incana* que alcanza más de 3 m de diámetro.

La mayor parte de las especies son altamente endémicas, con rangos geográficos pequeños, restringidos y con requerimientos ecológicos específicos (Tabla 1). *N. galapagensis* se registra en dunas arenosas (Fig. 10) cerca al océano en cuatro islas de la cadena de las Islas Galápagos: Santa Cruz, Santa María, Seymour, y Tortuga (Wiggins & Porter, 1971). Otras, tal como *N. acuminata* y *N. paradoxa* en Chile y *N. humifusa*, *N. gayana*, y *N. spathulata* de Perú, tienen una amplia distribución, presentándose dentro de algunas formaciones lomaes (Tabla 1). Aún otras especies tienen distribución en amplios rangos altitudinales. Por ejemplo, hemos encontrado *N. linearifolia* desde casi a nivel del mar cerca de Taltal, Chile hasta sobre la quebrada Paposos (1000m) y pocos registros de más de 3000 m. Por otro lado, *N. leptophylla* se encontró desde 50 m en la Quebrada Bandurrias (al norte de Chile) hasta más de 1000 m sobre El Cobre.

La mayoría de especies dentro de toda la flora de los desiertos costeros están restringidas ya sea a Atacama o el Perú, al norte o sur de 18° LS. límite moderno aproximado entre Perú y Chile. A partir de un análisis de toda la flora vascular del desierto costero, solo 112 especies de un total de 1350 tienen distribuciones tanto en Perú como en Chile. De estas, 19 son considerados malezas (Matthei, 1995), existiendo un total de 93 especies que cruzan el límite de 18° LS. Existe casi una ausencia de intercambio sobre la barrera hiperárida entre 18° LS. y 20° LS. (Rundel et al., 1991). En *Nolana* solo tres especies, *N. adansonii*, *N. lycioides* y *N. jaffuelii*, cruzan los 18° LS.

La distribución geográfica de varias especies de *Nolana* se superponen dentro del mismo rango geográfico pero ocupan nichos ecológicos diferentes. Sin embargo, en algunas localizaciones, la simpatria es inmediata y extensiva. En la región llamada Las Lomitas en el Parque Nacional Pan de Azúcar (norte de Chile), hemos encontrado hasta diez especies bien marcadas de *Nolana* que crecen muy próximos entre sí (Rundel et al., 1996). En el norte de Perú, *N. humifusa* y *N. gayana* son simpátricas en todo su rango de distribución y se cree que ellas pueden hibridizarse en algunas localizaciones (Ferreira, 1961, p. 15). En el Sur del Perú, hemos observado combinaciones de especies que cohabitan en varias formaciones de lomas. En las Lomas de Jahuay, hemos observado que *N. spathulata* y *N. tomentella* crecen simpátricamente, y más al sur, *N. thinophila* y *N. plicata* cohabitan grandes áreas. En estaciones cerca de Chala, grandes áreas son dominadas por *N. adansonii*, *N. coronata*, y *N. thinophila* creciendo en completa simpatria. En ninguna de estas localidades hemos observado evidencias de hibridización.

Frecuentemente las especies de *Nolana* son miembros importantes de sus respectivas comunidades y por lo general son dominantes, ocurriendo ello con gran frecuencia. Durante

los años de El Niño de 1982/83, 1987/88, y 1997/98, se pudo observar que varias especies de *Nolana* produjeron enormes poblaciones. Por ejemplo en 1998, en las diversas lomas cercanas al mar en varias localidades al norte de Perú (p.ej., Cerro Cabezón, Cerro Campana, Virú) comprobamos que el 100% estuvieron cubiertos por *N. humifusa* tal vez 50-100 hectáreas. Bajo estas condiciones la producción de semillas de las especies anuales es impresionante, permitiendo el reaprovisionamiento de los bancos de semillas para estas especies en las formaciones lomales (Ohga, 1991, 1992). En el sur del Perú en 1998, la vegetación cubrió al menos el 50%, pero la especie dominante, medida por los individuos o aquellos de mayor tamaño, fueron *Nolana spathulata*, *N. plicata*, *N. aticoana*, y *N. thinophila*. En algunas localidades, las especies de *Nolana* son las únicas presentes, por ejemplo, *Nolana pallida* es la única planta con flores que crece en las inhóspitas dunas arenosas al norte de Chala, al sur de Perú. Por otro lado, *Nolana thinophila* es una de las pocas plantas que crecen cerca de Mejía (costa de Arequipa) en arena pura y muy próximos al océano.

Muchas plantas que evolucionan en condiciones áridas (p.ej., *Tillandsia*, Bromeliaceae) han desarrollado alternativas a la convencional vía fotosintética C_3 , incluyendo C_4 y CAM (Ehleringer et al., 1997; Rundel & Dillon, 1998). Dado que las especies de *Nolana* son frecuentemente suculentas y distribuidas en hábitats salinos y/o hiperáridos, en algunas especies se ha investigado el aparato fotosintético (Ehleringer et al., 1998; Tago, 1999). Las plantas CAM y C_4 pueden ser detectados por sus proporciones relativas de los isótopos $^{13}C/^{12}C$, expresado como valores $\delta^{13}C$ para estimar los valores de discriminación del isótopo de carbono (Farquhar et al., 1989). Tago (1999) para varias especies chilenas incluyendo *N. elegans*, *N. acuminata*, *N. stenophylla*, *N. glauca*, *N. albescens*, *N. crassulifolia*, *N. mollis*, *N. flaccida*, *N. leptophylla*, *N. peruviana*, *N. divaricata*, *N. carnosa*, y *N. rostrata*. reporta valores mayores que -24‰. Estos resultados no son evidencias concluyentes de CAM y Ehleringer et al. (1998) consideraron valores de -19.8‰ como consistente con fotosíntesis C_3 . Las especies de *Nolana* analizadas hasta aquí sugieren que estas tienen una alta eficiencia en el uso de agua y continuamos realizando estudios para conocer son realmente CAM. No se han reportado previamente plantas C_4 ni CAM para las Solanaceae (Smith & Winter, 1996).

Sistemática molecular

En un esfuerzo de determinar las relaciones filogenéticas dentro de las Solanaceae, Olmstead & Palmer (1992) investigaron 42 especies (representantes de 12 de las 14 tribus reconocidas) por mapeo del sitio de restricción de DNA cloroplastos, utilizando como outgroup a las Convolvulaceae. *Nolana spathulata* (voucher: Dillon 3767, F) fue incluido en el análisis, y el árbol de DNACp ubicó a *Nolana* dentro de las Solanoideae en un clado con *Lycium* L. y *Grabowskia* (Lycieae), como parte de un clado más grande que incluía *Atropa* L. y *Hyoscyamus* L. (Hyoscyameae). Ellos concluyeron que el origen, o al menos mucha de las diversificaciones iniciales de las Solanaceae, parecen haber seguido a la separación de Gondwana y la desaparición de conexiones de tierra entre los continentes del Hemisferio Sur hace aproximadamente 50 millones de años.

La relación del Clado *Nolana* dentro de las Solanaceae requiere posteriores estudios (Olmstead & Sweere, 1994), pero estudios preliminares tienden a confirmar las observacio-

nes previas hechas por los taxonomistas. Tanto G. Don (1838) y Dunal (1852) han sugerido que Nolanaceae debe ser colocado dentro de Solanaceae. Miers (1849-57) estableció la conexión entre *Grabowskia* y *Nolana* y I.M. Johnston, también sugirió que *Nolana* comparte relaciones con *Lycium* y *Grabowskia* (1936, p. 4). La ubicación del clado *Nolana* dentro de las Solanaceae cambia fundamentalmente la diagnosis de la familia, añadiendo cinco mericarpos a los posibles tipos de frutos. Esto señala el error de asignarle excesivo peso a un carácter, por ejemplo, morfología del carpelo. Además, conociendo las estrechas relaciones de *Nolana* permiten selecciones lógicas del outgroup en los análisis cladísticos (Maddison et al., 1984).

En nuestros estudios, Tago (1999) ha analizado datos de secuencia en 37 especies de *Nolana* s.l., incluyendo miembros de todas las categorías subgenéricas y dos especies como grupo externo ("outgroup"), *Atropa belladonna* L. y *Grabowskia glauca* Schlecht. Las especies incluidas en el análisis están indicadas con un asterisco en la Tabla 1. Las técnicas analíticas siguen procedimientos previamente diseñados (Nakazawa et al., 1997). Los detalles de este análisis se publican en otra parte y los resultados estadísticos de los mismos no se reportan en este trabajo. Los resultados preliminares presentados aquí proporcionan una base para discusiones de biogeografía y evolución de caracteres en *Nolana* s.l. Para estimar las relaciones filogenéticas dentro de una muestra de especies, fueron analizadas dos secuencias, la región del espaciador del transcrito interno (ITS) del DNA ribosomal nuclear 18S-26S (nrDNA) y un gen plastidial, *matK*.

Los datos de secuencia de ITS han sido usados en la reconstrucción de filogenias (Baldwin et al., 1995), pero nuestros análisis produjeron árboles de consenso estricto con resolución incompleta (Fig. 11). En la base del clado *Nolana*, *N. galapagensis* [A], endémica de las Islas Galápagos, fue el taxon hermana de los restantes del género, todas las especies continentales de Sud América. El agrupamiento de las especies continentales en un simple clado es apoyado por una frecuencia bootstrap de 76%. La estructura interna de este clado carece de resolución y forma una politomía ("peine") con solo cuatro pares de especies que soportan niveles de estricta confianza [B] *N. mollis* y *N. villosa*, [C] *N. diffusa* y *N. tocopillensis*, [D] *N. thinophila* y *N. cerrateana*, y un clado [E] que contiene a *N. acuminata*, *N. elegans*, y *N. pterocarpa*.

El filograma resultante a partir del análisis "neighbor-joining" de la secuencia de datos ITS se ilustra en la Fig. 12. Las ramas en negrita indican valores "bootstrap" mayores de 50% en las que se proporcionan dichos valores. *Nolana galapagensis* está en la base del filograma y los siguientes clados están compuestos de especies del sur peruano. El primer clado contiene a *N. spathulata*, *N. arenicola* y *N. scaposa*, con un valor de bootstrap de 51% y el siguiente *N. inflata* y *N. coronata* con el 86%. El basal para las restantes especies es *Nolana adansonii* apoyada por un valor bootstrap de 52%. La relación entre taxa hermanas son sugeridas para *N. cerrateana* y *N. thinophila* con un valor bootstrap de 63%. Algunas especies chilenas forman clados, por ejemplo, *N. diffusa* y *N. tocopillensis* con un bootstrap de 84%, *N. mollis* y *N. villosa* con el 81%, *N. crassulifolia* y *N. ramosissima* con 51% y *N. pterocarpa*, *N. elegans*, y *N. acuminata* con un valor de 90%. Un resultado un tanto inesperado fue la posición de *N. carnososa* y *N. rostrata*, los dos miembros del subgénero *Alona*.

Estas están agrupadas dentro de un clado terminal conteniendo especies consideradas morfológicamente incongruentes (p.ej., *N. humifusa* y *N. confinis*).

Datos a partir de la secuenciación *matK* son también útiles en la reconstrucción de filogenias de plantas con flores (Olmstead & Palmer, 1994). Los árboles de consenso estricto derivados de este tipo de análisis en las especies de *Nolana* también carecen de resolución (Fig. 11), y los resultados no son congruentes con aquellos obtenidos del análisis ITS. Específicamente, hay sustento para un clado basal [F] conteniendo *N. acuminata*, *N. elegans*, y *N. pterocarpa*, un grupo también circunscrito por la secuencia de datos ITS (Fig. 11, E). Son evidentes otros dos clados peruanos, un grupo del sur de Perú [G] con *N. inflata* basal a la politomía de siete especies peruanas: *N. arenicola*, *N. aticoana*, *N. cerrateana*, *N. confinis*, *N. lycioides*, *N. spathulata*, y *N. thinophila*. Otro clado [H] contiene especies del sur de Perú, *N. coronata* y *N. scaposa*, y especies del norte peruano, *N. gayana* y *N. humifusa*. La posición de *N. galapagensis* [I] está aun sin resolver, pero no en una posición basal, como en el análisis ITS (Fig. 11, A).

En el análisis ITS, la divergencia de valores para *N. galapagensis* están muy próximos a los grupos externos ("outgroup taxa"). Esta especie fue tan divergente como los grupos externos, *Atropa* y *Grabowskia*. Esta gran divergencia en la secuencia ha sido hipotetizado como producto de un aislamiento de largo plazo sobre las islas. Cuando *N. galapagensis* fue inicialmente removido del análisis, la topología de los árboles cambió dramáticamente. Por lo tanto, se está tratando de observar la heterogeneidad de la secuencia (atracción de ramas largas) como una posible razón para estos resultados (Siddall & Whiting, 1999). Mientras controversialmente, Siddall & Whiting (1999) han sugerido que si dos ramas se atraen entre sí, la ausencia de uno de ellas permitiría que la otra se coloque en cualquier lugar en el árbol recortado. Para probar esta hipótesis, nosotros removimos *N. galapagensis* del análisis. Usando la secuencia de datos ITS, los árboles de consenso estricto y el de mayoría máxima (Fig. 13) sugieren otra hipótesis de las interrelaciones entre *Nolana*. Estos árboles colocan a *N. carnososa* y *N. rostrata* basal [A] a los restantes especies del género, y aceptamos el rango subgenérico. *Nolana stenophylla* fue descrito por Johnston como *Alona*, y en este análisis, tiene una posición intermedia [A'] entre el subgénero *Alona* y los restantes de *Nolana*. Basado sobre todo en la morfología, y su posición en la politomía basal de *Nolana*, creemos que *N. stenophylla* debería ser removida del subgénero *Alona* y asignado a *Nolana*.

Los otros clados derivados del análisis de parsimonia sin *N. galapagensis* no son significativamente diferentes de aquellas identificadas en los análisis con esta especie (Fig. 13). El árbol de consenso estricto forma una gran politomía pero no indica sustento para algunos clados. Dos clados peruanos están sustentados, el primero [B] contiene *N. adansonii*, *N. coronata*, *N. spathulata*, *N. arenicola*, *N. scaposa*, y el segundo [C] contiene *N. gayana*, *N. aticoana*, *N. thinophila*, y *N. cerrateana*. El clado [D] contiene *N. elegans*, *N. acuminata*, y *N. pterocarpa*, un grupo también sugerido por el resultados de ITS. El clado [E] contiene especies chilenas, con excepción de *N. confinis* y *N. humifusa* (Sur y Norte de Perú respectivamente). El clado [F] contiene las especies chilenas, *N. mollis* y *N. villosa*, y el clado [G] especies chilenas, *N. flaccida* y *N. lycioides*, conocidas del Sur de Perú y Norte de Chile.

Como se mencionó previamente, la principal diferencia relacionó los cambios de

posición de *N. carnososa* y *N. rostrata* (subg. *Alona*) versus los restantes del género (subg. *Nolana*) (Fig. 12). Además, la posición de *N. stenophylla* es particularmente lábil en el análisis con *N. galapagensis* donde se encontró basal a *N. elegans*, *N. acuminata*, y *N. pterocarpa*, pero si *N. galapagensis* se removió de este análisis, *N. stenophylla* cambia a una posición intermedia entre el subgénero *Alona* y los restantes del "ingroup" (subg. *Nolana*). Muchos de los clados son idénticos en su composición, sin embargo, toda la topología es afectada. Otro ejemplo de estabilidad posicional se encontró en *N. confinis* y *N. humifusa* las cuales permanecen agrupados con *N. aplocaryoides* aunque el subgénero *Alona* (*N. carnososa* y *N. rostrata*) asumen una posición basal a los restantes del "ingroup."

Los resultados de los estudios moleculares han proporcionado hipótesis conflictivas de interrelaciones en *Nolana* s.l. Es claro que el género es monofilético y dependiente de la inclusión de *N. galapagensis*, existiendo soporte para dos subgéneros, *Alona* y *Nolana*. Un clado conteniendo *N. acuminata*, *N. elegans*, y *N. pterocarpa*, está presente en el análisis de la secuencia de datos tanto de ITS como de *matK*.

Biogeografía y evolución de caracteres

Hay algunos enfoques empleados para probar la hipótesis de relaciones biogeográficas (Morrone & Crisci, 1995). La compilación florística y el análisis de los grados de similitud (Myers & Giller, 1998; Simpson & Todzia, 1990), y el examen de los patrones de relación entre organismos para los cuales están disponibles reconstrucciones filogenéticas putativas (Brown & Lomolino, 1998; Brundin, 1988). Nosotros hemos seguido cada una de ellas en nuestro intento de reconstruir la historia biogeográfica putativa para *Nolana*.

Hemos examinado patrones de similaridad dentro de toda la flora de las formaciones de *lomas* (Duncan & Dillon, 1991) y encontramos que los desiertos costeros de la parte occidental de Sud América no son uniformes (Rundel et al., 1991). Galan de Mera et al. (1997), usando datos climáticos y seleccionando listas de especies de plantas endémicas, sugirieron que la costa del Perú contenía cinco sectores biogeográficos entre los 8° y 18° LS. En nuestro análisis, hemos encontrado tres segmentos florísticos primarios dentro de los desiertos costeros el cual refleja historias independientes: unidad del Norte de Perú desde 7°55' a 12° LS., la unidad del Sur de Perú desde 12° LS. a 18° LS., y una unidad al Norte de Chile desde 20° LS hasta 28° LS. El número más grande de endemismos se encuentran en el sur de Perú y un grupo separado de especies endémicas al norte de Chile. Este patrón está reflejado en el clado *Nolana*, donde la distribución de especies por latitudes refleja el patrón en toda la flora, con tres unidades diferenciadas además de una unidad chilena central desde 28° a más 40° LS. Como se mencionó previamente, solo tres especies tienen distribuciones que superan el segmento de 18° LS. El primero de estos tres, *N. adansonii*, agrupado con especies del sur de Perú y probablemente originados en este país. El registro chileno, una sola colección, es considerada una disyunción del Perú, donde la especie es considerablemente más común. El segundo, *N. jaffuelii*, podría agruparse con otras especies chilenas basadas sobre todo en su morfología y probablemente es una especie chilena con un rango pequeño de extensión en el sur de Perú. El origen de la tercera especie, *N. lycioides*, es más difícil de predecir dado que los datos *matK* agrupados con especies del sur de Perú y datos

ITS establecen conexiones con especies del norte de Chile. Su origen actualmente permanece dudoso.

El tiempo de los eventos de vicarianza pueden estimarse usando un reloj molecular. El tiempo de divergencia puede calcularse como el valor de la divergencia de la secuencia de DNA dividido por el doble de la tasa de sustitución de nucleótidos. Los valores reportados sugieren una tasa promedio para ITS calculado en 5.20×10^{-9} por sitio por año (Tago, 1999). Si esta tasa es adoptada para *Nolana*, el tiempo de divergencia de los taxa hermana más cercanas se estiman en hace 11.6 millones de años. Además, por medio de ITS se estima que la divergencia de *N. galapagensis* del resto de especies de *Nolana* fue hace 8.1 millones de años. En comparación, la sustitución de nucleótidos en la región codificante del gen *matK* proporcionó una tasa promedio de sustitución de 4.10×10^{-10} , con el tiempo de divergencia de *Nolana* de sus taxa hermana más cercanas estimada en hace 11.0 millones de años. Con *matK*, el tiempo de divergencia de *N. galapagensis* del resto de *Nolana* se ha estimado en 4.0 millones de años. Usando la secuencia de datos *rbcL*, Olmstead y Palmer (1992) estimaron el origen, o al menos la diversificación inicial de las Solanaceae en hace ca. 50 millones de años o menos y la primera aparición de *Nolana*, se estima en hace 10.6 millones de años o menos (Olmstead & Sweere, 1994).

Prescindiendo de la secuencia de genes analizados, la primera aparición de *Nolana* es el Terciario inferior (Mioceno, 10.6 - 11.6 millones de años). Los datos de divergencia de ITS, sugieren que *N. galapagensis* alcanzaron la cadena de islas entre 4-8 millones de años. Posteriormente, debido a la evolución de caracteres en los principales miembros de *Nolana*, creemos que *N. galapagensis* fue pre-adaptada a hábitats de playa antes de dispersarse a la cadena de islas. Basado en la geografía, Johnston (1936) sugirió que los parientes más cercanos de *N. galapagensis* fueron *N. humifusa* o *N. laxa*; pero las similitudes morfológicas señaladas para las especies del norte de Chile (p.ej., *N. sedifolia*) las cuales poseen similitudes en su hábito arbustivo, tamaño y forma de hojas, tamaño y forma de corola, y estructura de mericarpo.

Aunque el árbol de consenso estricto obtenido a partir de la secuencia de datos ITS (Fig. 11) sugieren que *N. galapagensis* [A] fue el primero en divergir del grupo continental, el obtenido por *matK* (Fig. 11) indica que el primer grupo en divergir fue un clado chileno [F] conteniendo *N. acuminata*, *N. elegans*, y *N. pterocarpa*. La falta de resolución en nuestro análisis no concede hasta ahora una proposición definitiva respecto al origen geográfico y relaciones interespecíficas. El árbol ITS construido, sin *N. galapagensis* (Fig. 14), señalan a Chile como el origen geográfico del género. Además, todas las variaciones morfológicas confirman esta proposición. El aislamiento entre las especies a ambos lados de los 18° LS. es reforzado por el hecho que nunca encontramos suficiente soporte para clados combinando especies de estas dos áreas, con las excepciones mencionadas anteriormente. No podemos estimar aun el tiempo de divergencia de los clados peruanos y chilenos.

Los grupos de especies obtenidos por la secuencia de datos ITS y *matK* nos dan una visión acerca de las interrelaciones de las especies. Un clado sugerido por ITS y *matK* contiene a *Nolana acuminata*, *N. elegans* y *N. pterocarpa*. Estas especies comparten un conjunto de caracteres morfológicos así como superposición de su distribución geográfica. A

este grupo puede añadirse especies morfológicamente similares como: *N. baccata*, *N. jaffuelii*, *N. paradoxa*, *N. parviflora*, y *N. rupicola*. Los resultados de ITS reflejan también similitudes morfológicas entre otros pares de especies chilenas, *N. mollis* y *N. villosa*, y *N. diffusa* y *N. tocopillensis*.

Los resultados de *matK* señalan que las especies peruanas están más estrechamente relacionadas entre sí que estas con cualquier especie chilena. *Nolana inflata* es basal a un clado dudoso el cual incluye *N. arenicola*, *N. aticoana*, *N. cerrateana*, *N. confinis*, *N. lycioides*, *N. spathulata*, y *N. thinophila*. Todas estas especies están distribuidas en el sur de Perú y morfológicamente son variables. Un segundo clado contiene tanto especies del sur, *N. coronata* y *N. scaposa*, así como *N. gayana* y *N. humifusa* del norte peruano.

Como nosotros examinamos la distribución de varios caracteres morfológicos en razón a la hipótesis de relación filogenética, es obvio que muchos de los caracteres usados en clasificaciones previas de *Nolana* son altamente homoplásicas. La distribución de las formas de vida en *Nolana* sugieren un desarrollo independiente de las especies anuales, hierbas perennes y arbustos tanto en Perú como en Chile. La distribución de tipos de hojas, laminar o linear, también señalan desarrollo independiente en varios clados en ambos países. Mientras algunas especies de *Nolana* son glabras, por ejemplo, *N. arenicola*, *N. coronata*, *N. glauca*, *N. humifusa*, *N. pterocarpa*, y *N. thinophila*; otras tienen varios tipos de tricomas que se co-presentan en clados apoyados por altas frecuencias del bootstrap. Finalmente, el número de mericarpos parece ser variable dentro de las especies de Perú y Chile y no un carácter confiable para la diagnosis de grupos.

Conclusiones

La vegetación costera de Perú y Chile es diversa, altamente endémica, y con múltiples orígenes. En esta extensión reconocemos tres regiones fitogeográficas definidas por la distribución de la flora en general lo cual es reflejada también en la distribución de *Nolana* endémicas. El sector del Norte desde 7°55'-12° LS., Sector Central de 12° a 18° LS. y el Sector del Sur entre 18°-28° LS.

De los muchos géneros propuestos dentro del clado *Nolana*, nuestros datos preliminares de ITS y *matK* apoyan el reconocimiento de tres subgéneros o secciones, *Nolana*, *Alona* Lindl., y tal vez *Sorema* Lindl. Adicionalmente, nuestros estudios apoyan el reconocimiento de ca. 83 especies: 40 especies de Perú, 39 especies de Chile, 3 especies distribuidas en Perú y Chile, y una especie en las Islas Galápagos.

Los árboles filogenéticos reconstruidos con la secuencia de genes de ITS, *matK* y *rbcl* apoyan que *Nolana* divergió de sus ancestros más cercanos en las Solanaceae hace aproximadamente 11.0 -11.6 millones de años (Mioceno intermedio), antes de los eventos glaciales del Pleistoceno y el establecimiento de los ciclos de El Niño. Los datos ITS y *matK* señalan que *Nolana galapagensis* fue aislada hace 4-6 millones de años. Los grupos de las especies se han diferenciado independientemente en Perú y Chile existiendo total evidencia en señalar a este último país como el lugar de origen del clado *Nolana*.

Los caracteres morfológicos, incluyendo hábito, morfología foliar y floral, tipos de tricomas han evolucionado en paralelo a ambos lados de los 18° LS. y reflejan historias independientes para estos dos grupos de especies. Los factores considerados más importantes en moldear la evolución y distribución de las especies de *Nolana* incluyen ciclos climáticos cortos (eventos ENSO) y cambios climáticos de largo plazo asociados con los ciclos glaciales.

Agradecimientos

Los autores agradecen a los organizadores del VII Congreso Nacional de Botánica por darnos la oportunidad de participar (Cajamarca, Perú, 25-30 de mayo de 1998) y especialmente al Dr. Isidoro Sánchez Vega, Presidente de la Comisión organizadora.

Agradecemos formalmente la enorme contribución del Dr. Ramón Ferreyra, quien junto con su amigo Dr. Ivan M. Johnston, proporcionaron los fondos para nuestros estudios en *Nolana*. El Dr. Ferreyra ha colectado en las formaciones de *lomas* por más de 45 años y nuestro conocimiento actual de la flora peruana se debe bastante a sus colecciones y observaciones.

Agradecemos a los curadores y directores de las colecciones por facilitarnos el acceso al material de herbario (BM, CONC, CUZ, F, FI, GH, HAO, HUT, K, SGO, US, UC, USM). Los estudios de campo fueron aportados, en parte, por los grants otorgados a Michael O. Dillon del National Geographic Society, National Science Foundation (BSR-8513205, DEB-9801297) y la generosidad de Marshall and Laura de Ferreri Front. Agradecemos también a las diversas personas que nos han apoyado con sus estudios de campo y discusiones, incluyendo Guido Albiña, Magda Chanco, Elida Carrillo, Camilo Díaz, Washington Galiano, José Gómez, Percy Jiménez, Diane Dillon, Miguel y Erica Finger, Adriana Hoffmann, Segundo Leiva, Pedro Lezama, Jorge Macaya, Eduardo y Tina Martell, Clodomiro Marticorena, Aldo Mesa, Mélica Muñoz-Schick, Nobuhiko Ohga, Beatriz Palma, Roberto Perucci, Verónica Poblete, Max Quezada, Víctor Quipuscoa, Abundio Sagástegui, José Santisteban, Bernardo y Wilma Tay, Sebastián Teillier, Carmen Trujillo, Alfredo Tupayachi, Maximino Villarroel, y Mario Zapata.

Michael O. Dillon agradece las valiosas conversaciones con varios colegas, especialmente, Drs. Philip Rundel y Mikio Ono. A Fred Barrie por su ayuda en lo concerniente a la nomenclatura y sus valiosas sugerencias sobre las versiones iniciales del manuscrito. A Christine Niezgoda por la traducción Francés/Inglés del capítulo introductorio de Mesa (1981).

Miyuki Tago agradece al Dr. Daniel Crawford y el staff del Botany Department Molecular Laboratory at Ohio State University por el entrenamiento en la secuenciación e interpretación de ITS. Al Dr. Tatsuro Hirose del Hokuriku National Agricultural Experiment Station por proporcionarnos delta ¹³C y sus sugerencias. Al Dr. Akihiro Nose, Saga University, por sus valiosas sugerencias en el diseño del proyecto.

Finalmente agradecemos a Pedro Lezama por su traducción de este manuscrito al español.

Literatura citada

- Alpers, C. N., & G. H. Brimhall.** 1988. Middle Miocene climatic change in the Atacama Desert, northern Chile: evidence from supergene mineralization at La Escondida. *Geo. Soc. Amer. Bull.* 100: 1640-1656.
- Armstrong, J. E.** 1986. Comparative floral anatomy of Solanaceae: a preliminary survey. Pp. 101-113. *In:* W. G. D'Arcy (ed.), *Solanaceae: Biology and Systematics*. Chapman and Hall, London.
- Arroyo, M. K., E. Medina, & H. Ziegler.** 1990. Distribution and delta C-13 values of Portulacaceae species of the high Andes in northern Chile. *Botanica Acta* 103: 291-295.
- Baldwin, B. G., M. J. Sanderson, J. M. Porter, M. F. Wojciechowski, C. S. Campbell, & M. J. Donoghue.** 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 247-277.
- Bentham, G. & J. D. Hooker.** 1873. *Genera Plantarum*, 2: 879-880.
- Bondeson, W. E.** 1986. Gynoecial morphology and funicular germination plugs in the Nolanaceae. *Nord. J. Bot.* 6: 183-198.
- Brown, J. H., & M. V. Lomolino.** 1998. *Biogeography: 2nd Edition*. Sunderland, MA, Sinauer Associates.
- Brundin, L. Z.** 1988. Phylogenetic biogeography. Pp. 343-369. *In:* A. A. Myers & P. S. Giller (eds.), *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall, New York.
- Bruno, G. B.** 1994. Organización y vasculatura del gineceo de *Nolana crassulifolia* y *N. rostrata* (Nolanaceae) *Bol. Soc. Argent. Bot.* (1-2): 51-57.
- Carlquist, S.** 1987. Wood anatomy of Nolanaceae. *Aliso* 11: 463-471.
- Cronquist, A.** 1981. *An integrated system of classification of the Angiosperms*. Columbia Univ. Press, New York. 1262 p.
- Dahlgren, R. M. T.** 1980. A revised system of classification of the Angiosperms. *Bot. J. Linnean Soc.* 80: 91-124.
- D'Arcy, W.** 1979. The classification of the Solanaceae. Pp. 3-48. *In:* J. G. Hawkes, R.N. Lester, and A.D. Skelding (eds.), *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*. Academic Press, London.
- D'Arcy, W.** 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. Pp. 75-137. *In:* J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee, & N. Estrada (eds.), *Solanaceae 3: Taxonomy - Chemistry - Evolution*. Royal Botanic Garden, Richmond, U.K.
- Datta, S.** 1933. Embryological and cytological studies in *Nolana atriplicifolia* and *N. prostrata*. *J. Indian Bot. Soc.* 12: 131-152.
- Di Fulvio, T. E.** 1969. Embriologia de *Nolana paradoxa* (Nolanaceae). *Kurtiziana* 5: 39-54.
- Di Fulvio, T. E.** 1984. Número cromosómico de *Nolana rostrata*. *Kurtiziana* 17: 169.

- Dillon, M. O.** 1989. Origins and diversity of the lomas formations in the Atacama and Peruvian deserts of western South America. *Abstr. Amer. J. Bot.* 76: 212.
- Dillon, M. O.** 1991. A New Species of *Tillandsia* (Bromeliaceae) from the Atacama Desert of Northern Chile. *Brittonia* 44: 11-16.
- Dillon, M. O.** 1997. Lomas Formations-Peru, Pp. 519-527. *In*: S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-McBryde, J. Villa-Lobos and A. C. Hamilton (eds.), *Centres of Plant Diversity, A Guide and Strategy for their Conservation*. WWF, Information Press, Oxford, U.K.
- Dillon, M. O., & A. E. Hoffmann-J.** 1997. Lomas Formations of the Atacama Desert, Northern Chile, Pp. 528-535. *In*: S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-McBryde, J. Villa-Lobos and A. C. Hamilton (eds.), *Centres of Plant Diversity, A Guide and Strategy for their Conservation*. WWF, Information Press, Oxford, U.K.
- Dillon, M. O., & P. W. Rundel.** 1990. The botanical response of the Atacama and Peruvian Desert flora to the 1982-83 El Niño event. Pp. 487-504. *In*: Glynn, P.W. (ed.) *Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier, New York.
- Don, G.** 1838. Solanaceae. *In*: *A general history of the dichlamydeous plants* 4: 397-488.
- Dumortier, B. C.** 1829. *Analyse des familles des plantes* 24. Tournay.
- Dunal, M. F.** 1852. Solanaceae. *In*: A.P. de Candolle (ed.) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 13(1): 8-21.
- Duncan, T., & M. O. Dillon.** 1991. Numerical analysis of the floristic relationships of the lomas of Peru and Chile. *Abstr. Amer. J. Bot.* 78: 183.
- Eliasson, U. H.** 1970. Studies in Galápagos Plants IX, New Taxonomic and Distributional Records. *Botaniska Notiser* 123: 346-357.
- Ehleringer, J. R., T.E. Cerling, & K.T. Helliker.** 1997. C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂ and climate. *Oecologia* 112: 285-299.
- Ehleringer, J. R., P. W. Rundel, B. Palma, & H. A. Mooney.** 1998. Carbon isotope ratios of Atacama Desert plants reflect hyperaridity of region in northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 79-86.
- Farquhar, G. D., J. R. Ehleringer, & K. T. Hubick.** 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review Plant Physiology and Molecular Biology* 40: 503-537.
- Ferreyra, R.** 1953. Comunidades de vegetales de algunas lomas costaneras del Perú. *Estac. Exp. Agrícola "La Molina," Bol.* 53: 1-88.
- Ferreyra, R.** 1955. Nuevas especies de *Nolana* del Perú. *Mus. Hist. Nat. "Javier Prado"* 10: 1-15.
- Ferreyra, R.** 1961. Revisión de las especies peruanas del género *Nolana*. *Mem. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado"* 12: 1-53.
- Ferreyra, R.** 1974. Una nueva especie de *Nolana* para el Perú. *Bol. Soc. Peruana Bot.* 7(1-2): 3-5.

- Fontuge, M., P. Usselman, D. Lavallée, M. Julien, & C. Hatté.** 1999. El Niño variability in the coastal desert of southern Peru during the Mid-Holocene. *Quaternary Research* 52: 171-179.
- Galan de Mera, A., J.A. Vicente O., J. A. Lucas G., & A. Probanza L.** 1997. Phytogeographical sectoring of the Peruvian coast. *Global Ecology & Biogeography Letters* 6: 349-367.
- Gaudichaud, C.** 1841-52. *Botanique du voyage autour du monde sur la corvette "La Bonite"*. Atlas, pl. 8, 28, 33 101-113. Paris.
- Gouan, A.** 1762. *Hortus Regius Monspelliensis*, 106 (March-June). Lyon.
- Haegi, L. A. R.** 1991. Trichomes of Solanaceae Tribe Anthocercideae. Pp. 181-195. *In: J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee, and N. Estrada (eds.), Solanaceae 3: Taxonomy - Chemistry - Evolution*. Royal Botanic Garden, Richmond, U.K.
- Huber, K. A.** 1980. Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Blüten und Blütenständen von Solanaceen und von *Nolana paradox* Lindl. (Nolanaceae). Pp. 1-252, fig. 0-696. *Dissertationes botanicae FL-9490 Cramer*, Vaduz.
- Hughen, K. A., D. P. Schrag, S. B. Jacobsen, & W. Hantoro.** 1999. El Niño during the last interglacial period recorded by a fossil coral from Indonesia. *Geophysical Research Letters* 26(20): 3129.
- Hunziker, A. T.** 1979. South American Solanaceae: a synoptic survey. Pp. 49-85. *In: J. G. Hawkes, R. N. Lester & A.D. Skelding (eds.), The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*, Academic Press, London and New York.
- Johnston, I. M.** 1929. Papers on the flora of northern Chile. *Contrib. Gray Herb.* 4(85): 1-180.
- Johnston, I. M.** 1931. Vascular Flora of the guano Islands of Peru. *Contrib. Gray Herb.* 95: 26-35.
- Johnston, I. M.** 1936. A study of the Nolanaceae. *Contr. Gray Herb.* 112: 1-83.
- Lindley, J.** 1844. *Alona coelestis*. *Bot. Reg.* 30, (ns) 7: pl. 46.
- Linnaeus f., C.** 1762. *Decas prima (et secunda) plantarum rariorum horti Upsaliensis* 1: 3. Stockholm.
- Maddison, W.P., M.D. Donoghue, & D.R. Maddison.** 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33: 83-103.
- Marticorena, C., & M. Quezada.** 1974. Dos especies de *Nolana* (Nolanaceae) nuevas para Chile *Bol. Soc. Biol. Concepción* 48: 91-97.
- Matthei J., O.** 1995. *Manual de las Malezas que crecen en Chile*. Pp. 545.
- Mesa M., A.** 1981. Nolanaceae. *Flora Neotropica* 26: 1-197.
- Mesa M., A.** 1986. The classification of the Nolanaceae. Pp. 86-90. *In: W. G. D'Arcy (ed.), Solanaceae: Biology and Systematics*. Columbia University Press, New York.
- Mesa M., A.** 1997. Nolanaceae de Distribución Chileno-Peruana: su status taxonómico. *Bol Mus. Nac. Hist. Nat. Chile.* 46: 23-32.

- Mesa M., A., M. Muñoz-Schick, & R. Pinto B.**, 1998. Presencia de *Nolana adansonii* (Roemer y Schultes) Johnst. y *Nolana intonsa* Johnst. (Nolanaceae) en el desierto costero de Iquique, norte de Chile. *Not. Men. Museo Nac. Hist. Nat.* 333: 3-7.
- Miers, J.** 1849-1857. *Illustrations of South American Plants*. I: 1-183, I-IV, pl. 1-34; 1850. II: I-IV, 1-150, pl. 35-37, Appendix 1-79; 1849-1857. H. Baillière, London.
- Mooney, H. A., S. L. Gulmon, J. Ehleringer & P. W. Rundel.** 1980. Atmospheric water uptake by an Atacama Desert shrub. *Science* 209: 693-694.
- Morrone, J. J., & J. V. Crisci.** 1995. Historical biogeography: Introduction to Methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.
- Myers, A. A., & P.S. Giller.** 1988. *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and plant Distributions*. London & New York: Chapman & Hall.
- Nakazawa, M., M. Wakabayashi, M. Ono, & J. Murata.** 1997. Molecular phylogenetic analysis of *Chrysosplenium* (Saxifragaceae) in Japan. *Journal of Plant Research* 110: 265-274.
- Ohga, N.**, 1991. Distribution Patterns of Buried Seeds in the Herbaceous Lomas Community over the Entire Plateau on Loma Ancon in the Coastal Desert of Central Peru. *Journal of Arid Land Studies* 1: 41-51.
- Ohga, N.**, 1992. Buried seed population in the herbaceous lomas on Loma Ancon in the coastal desert of central Peru. *Ecological Research* 7: 341-353.
- Olmstead, R. G., & J. D. Palmer.** 1992. A chloroplast DNA phylogeny of the Solanaceae: Subfamilial relationships and character evolution. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 79: 346-360.
- Olmstead, R. G., & J. D. Palmer.** 1994. Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis. *Amer. J. Bot.* 81: 1205-1124.
- Olmstead, R. G., & J. A. Sweere.** 1994. Combining data in phylogenetic systematics: an empirical approach using three molecular data sets in the Solanaceae. *Syst. Biol.* 43: 467-481.
- Philippi, R. A.** 1884. Bemerkungen über *Alona rostrata* Lindl. *Gartenflora* 33: 39, 356, tab. 1175.
- Philippi, R.A.** 1895. Plantas nuevas chilenas. *Annales Univ. Chile* 91: 5-47.
- Rodbell, D. T., G. O. Seltzer, D. M. Anderson, M. B. Abbott, D. B. Enfield, & J. H. Newman** 1999. An ~15,000-year record of El Niño-driven alluviation in southwestern Ecuador. *Science* 283: 516-520.
- Ruiz, H. & J. Pavón.** 1799. *Flora Peruviana et Chile*. 2: 6-8, tab. 112-113. Madrid.
- Rundel, P. W. & M. O. Dillon.** 1998. Ecological patterns in the Bromeliaceae of the lomas formations of coastal Chile and Peru. *Pl. Syst. Evol.* 212: 261-278.
- Rundel, P. W., M. O. Dillon, & B. Palma.** 1996. The vegetation and flora of Pan de Azúcar National Park in the Atacama Desert of northern Chile. *Gayana, Botanica* 53: 295-315.
- Rundel, P. W., M. O. Dillon, H. A. Mooney, S. L. Gulmon, & J. R. Ehleringer.** 1991. The

phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian Deserts. *Aliso* 13(1): 1-50.

- Sandweiss, D. H., K. A. Maasch, & D. G. Anderson.** 1999. Transitions in the Mid-Holocene. *Science* 283: 499-500.
- Saunders, E. R.** 1936. On certain unique features of the gynoecium in Nolanaceae. *New Phytol.* 35: 423-431.
- Siddall, M. E., & M. F. Whiting.** 1999. Long-Branch Abstractions. *Cladistics* 15: 9-24.
- Simpson, B. B., & C. A. Todzia.** 1990. Patterns and process in the development of the high Andean Flora. *Amer. J. Bot.* 77: 1419-1432.
- Smith, J. A. C., & K. Winter.** 1996. Taxonomic distribution of crassulacean acid metabolism. In: *Ecological Studies* 114: 427-436.
- Tago, M.** 1999. The Evolution of *Nolana* L. (Solanaceae) at *lomas* in South America. PhD. dissertation. Tokyo Metropolitan University.
- Takhtajan, A. L.** 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225-359.
- Tallis, J. H.** 1991. *Plant Community History*. Pp. 1-398. Chapman & Hall, London.
- Thorne, R. F.** 1968. Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* 6: 57-66.
- Thorne, R. F.** 1983. Proposed new realignments in the angiosperms. *Nord. J. Bot.* 3: 85-117.
- Vargas C., C.** 1954. Especies nuevas o críticas del Perú. *Revista Univ. (Cuzco)*. 43(107): 151-155.
- Wiggins, I. L. & D. M. Porter.** 1971. *Flora of the Galápagos Islands*. Pp. 1-998. Stanford University Press, Stanford, California.

Tabla 1. Hábito, distribución y rango latitudinal de *Nolana* en Sud América. Las especies incluidas en el análisis molecular están indicados por un asterisco (*). Se indican también las especies registradas de sitios Andinos del interior y/o localidades únicas.

Especies	Hábito	Distribución	Rango Latitudinal
1 <i>N. acuminata</i> *	Hierbas anuales	Antofagasta - Valparaíso	23°39'-33°00' LS
2 <i>N. adansonii</i> *	Hierbas anuales erectas	Atico - Atiquipa (N. Chile)	15°48'-16°14' LS (20°12'LS)
3 <i>N. albescens</i> *	Arbustos decumbentes	Aguada Grande-Huasco	26°00'-28°28' LS
4 <i>N. sp. 1</i> (inéd.)	Hierbas anuales erectas	Cerro Cabezón (endemic)	7°54' LS
5 <i>N. aplocaryoides</i> *	Hierbas anuales erectas	Antofagasta - Caldera	23°39'-27°04' LS
6 <i>N. arenicola</i> *	Hierbas anuales erectas	Jahuay - Tacna	15°22'-17°50' LS
7 <i>N. aticoana</i> *	Hierbas perennes	Atiquipa - Atico	15°48'-16°14'LS
8 <i>N. baccata</i>	Hierbas anuales erectas	Las Bambas-Huasco	26°16'-28°28' LS
9 <i>N. balsamiflua</i>	Arbustos erectos	Pan de Azúcar-Huentelauquén	26°06'-31°39' LS
10. <i>N. camosa</i> *	Arbustos erectos	N de Bahía Inglesa - Chañaral	27°04'-26°21' LS
11 <i>N. cerrateana</i> *	Hierbas perennes	Camaná - Mollendo	16°35'-16°55' LS
12 <i>N. clivicola</i> *	Arbustos erectos	Tocopilla - Paposo	22°05'-25°02' LS
13 <i>N. coelestis</i>	Arbustos erectos	Travesía-Socos	27°33'-30°00' LS
14 <i>N. confinis</i> *	Arbustos decumbentes	Camaná - Tacna	16°35'-17°50' LS
15 <i>N. coronata</i> *	Hierbas anuales	Jahuay - Atico	15°22'-16°14' LS
16 <i>N. sp. 2</i> (inéd.)	Hierbas perennes	Corongo, Ancash	8°41' LS (endémica)
17 <i>N. crassulifolia</i> *	Arbustos erectos	Bahía Inglesa - La Serena	27°08'-30°00' LS
18 <i>N. deflexa</i>	Arbustos erectos	Pan de Azúcar	26°07' LS (endémica)
19 <i>N. sp. 3</i> (inéd.)	Hierbas anuales decumbentes	Playa de los Homos	22°55' LS (endémica)
20 <i>N. diffusa</i>	Arbustos erectos	Miguel Díaz - Hueso Parado	24°36'-25°24' LS
21 <i>N. divaricata</i>	Arbusto extendido	La Chimba - Chañaral	23°32'-26°21' LS
22 <i>N. elegans</i>	Hierbas anuales procumbentes	Tocopilla a Caleta Obispito	22°05'-26°40' LS
23 <i>N. filifolia</i>	Arbustos erectos	Coquimbo-Fray Jorge	29°57'-31°39' LS
24 <i>N. flaccida</i>	Hierbas perennes	Paposo - Chañaral	25°01'-29°09' LS
25 <i>N. foliosa</i>	Hierbas perennes	Paposo - Barquito	25°01'-29°09' LS
26 <i>N. galapagensis</i>	Arbustos erectos	Islas Galápagos (4 islas)	ca. 0°00' LS (endémica)
27 <i>N. gayana</i>	Hierbas perennes	Cerro Chiputur-Atocongo	8°10'-12°08' LS
28 <i>N. glauca</i>	Arbustos erectos	Pan de Azúcar-Chañaral	26°06'-26°21' LS
29 <i>N. gracillima</i>	Hierbas anuales erectas	Moquegua - Tacna	17°45'-17°50' LS
30 <i>N. guentheri</i>	Hierbas perennes	Cachendo	17°00' LS (endémica)
31 <i>N. humifusa</i> *	Hierbas anuales	Cerro Cabezón-Lurín	7°54'-13°05' LS
32 <i>N. incana</i> *	Arbustos decumbentes	Paposo - Caleta Obispito	25°01'-26°40' LS
33 <i>N. inconspicua</i>	Arbustos decumbentes	Cobija-Antofagasta	22°33'-23°32' LS
34 <i>N. inflata</i> *	Hierbas perennes, formando rosetas	Atiquipa-Atico	15°48'-16°14' LS
35 <i>N. insularis</i>	Hierbas perennes	Isla San Gallán	13°50' LS (endémica)
36 <i>N. intonsa</i>	Hierbas perennes	Iquique	20°13' LS (endémica)
37 <i>N. ivaniana</i>	Hierbas anuales erectas	Mollendo	15°55' LS (endémica)
38 <i>N. jaffuelii</i>	Hierbas anuales erectas	Tacna-Tocopilla	17°50'-22°05' LS
39 <i>N. johnstonii</i>	Hierbas perennes	Ilo-Tacna	17°45'-17°48' LS

40 <i>N. latipes</i>	Hierbas anuales	Mollendo	16°55' LS (endémica)
41 <i>N. laxa</i>	Hierbas anuales erectas	Canta-Chosica	11°25'-11°42' LS
42 <i>N. leptophylla</i> *	Hierbas perennes erectas	Cobija - Carrizal	22°33'-27°53' LS
43 <i>N. linearifolia</i>	Hierbas perennes	Punta Homos-Cuesta Barriles	22°05'-25°25' LS
44 <i>N. lycioides</i> *	Hierbas perennes erectas	Sama - Tacna (N. Chile)	17°48'-17°50' LS (22°59' LS)
45 <i>N. mariarosae</i>	Hierbas anuales erectas	Atico-Ocoña	16°14'-16°30'
46 <i>N. minor</i>	Hierbas anuales erectas	La Punta (Camaná)	16°35' LS (endémica)
47 <i>N. mollis</i> *	Hierbas perennes	Paposo - Copiapó	25°01'-27°22' LS
48 <i>N. sp. 4</i> (inéd.)	Arbustos erectos	Quebrada La Negra, Antofagasta	23°42' LS (endémica)
49 <i>N. pallida</i>	Hierbas perennes	Jahuay-Atico	15°22'-16°14' LS
50 <i>N. pallidula</i>	Hierbas anuales	Camaná-Tacna	16°35'-17°50' LS
51 <i>N. paradoxa</i>	Hierbas anuales	Cen. Chile-Chiloe	32°45'-42°40' LS
52 <i>N. parviflora</i>	Hierbas anuales erectas	Caldera-Monte Amargo	27°04'-27°21' LS
53 <i>N. pearcei</i>	Hierbas anuales erectas	Tacna	17°50' LS (endémica)
54 <i>N. peruviana</i> *	Arbustos decumbentes	Tocopilla - Carrizal	22°05'-27°49' LS
55 <i>N. pilosa</i>	Hierbas perennes erectas	Mollendo-Mejía	16°55'-17°07' LS
56 <i>N. platyphylla</i>	Hierbas anuales erectas	Moquegua	17°12' LS (endémica)
57 <i>N. plicata</i>	Hierbas perennes	Jahuay-Atiquipa	15°22'-15°48' LS
58 <i>N. polymorpha</i>	Hierbas perennes	San Lorenzo, Lima	12°05' (endémica)
59 <i>N. pterocarpa</i> *	Hierbas anuales	Copiapó - Carrizal	ca. 27°34' LS
60 <i>N. ramosissima</i> *	Arbustos erectos	Paposo	25°01' LS
61 <i>N. rhombifolia</i>	Hierbas anuales erectas	Portezuelo de Chapiquiña	18°28' LS (endémica)
62 <i>N. rostrata</i> *	Arbustos erectos	Baja Inglesa - Carrizal	27°08'-27°23' LS
63 <i>N. rupicola</i>	Hierbas perennes	Cerro Moreno-Flamenco	23°30'-26°32' LS
64 <i>N. salsoloides</i> *	Arbustos erectos	Taltal - Carrizal	25°24'-27°53' LS
65 <i>N. scaposa</i> *	Hierbas perennes, formando rosetas	Camaná	16°35' LS (endémica)
66 <i>N. sedifolia</i> *	Arbustos erectos	Cobija - Caleta Obispito	22°33'-26°40' LS
67 <i>N. sessiliflora</i>	Hierbas anuales erectas	Sierra Esmeralda-El Chaco	25°27'-25°50' LS
68 <i>N. spathulata</i> *	Hierbas anuales erectas	Jahuay a Tacna	15°22'-17°50' LS
69 <i>N. spergularioides</i>	Hierbas perennes erectas	Camaná	16°35' LS (endémica)
70 <i>N. sphaerophylla</i>	Arbustos decumbentes	Q. Flamenco - El Salado	26°23'-26°34' LS
71 <i>N. stenophylla</i> *	Arbustos decumbentes	Tocopilla - Taltal	22°05'-26°02' LS
72 <i>N. tarapacana</i>	Hierbas perennes	Pica	20°30' LS (endémica)
73 <i>N. thinophila</i> *	Hierbas anuales	Ica - Mejía	15°34'-17°07' LS
74 <i>N. tocopillensis</i> *	Arbustos decumbentes	Tocopilla - Miguel Díaz	22°05'-24°33' LS
75 <i>N. tomentella</i>	Hierbas perennes	Jahuay	15°22' LS (endémica)
76 <i>N. tovariana</i>	Hierbas perennes	Ocoña-Camaná	16°30'-16°35' LS
77 <i>N. urubambae</i>	Hierbas anuales	Urubamba (Cusco)	13°17' LS (endémica)
78 <i>N. villosa</i> *	Arbustos decumbentes	Antofagasta - Caldera	23°39'-27°04' LS
79 <i>N. volcanica</i>	Hierbas perennes decumbentes	Mollendo	16°55' LS (endémica)
80 <i>N. weberbaueri</i>	Hierbas anuales erectas	Pampano	13°45' LS (endémica)
81 <i>N. weissiana</i>	Hierbas perennes, formando rosetas	Cápac-Cháparra	15°49'-15°50' LS
82 <i>N. werdermannii</i>	Hierbas perennes	Alto de Carmen	28°46' LS (endémica)
83 <i>N. willeana</i>	Hierbas perennes	Amará (Ica)	14°42' LS (endémica)

Tabla 2. Géneros propuestos dentro del clado *Nolana*; designaciones hechas por los autores o monógrafos (Johnston, 1936)

Género	Autor y fecha de publicación	Especies reconocidas
<i>Alibrexia</i>	Miers, 1845	<i>Nolana crassulifolia</i> , <i>N. gayana</i> , <i>N. rupicola</i> , <i>N. sessiliflora</i>
<i>Alona</i>	Lindley, 1844	<i>Nolana balsamiflua</i> , <i>N. coelestis</i> , <i>N. carnososa</i> , <i>N. filifolia</i>
<i>Aplocarya</i>	Lindley, 1844	<i>Nolana divaricata</i>
<i>Bargemontia</i>	Gaudichaud, 1841	<i>Nolana albescens</i> , <i>N. aplocaryoides</i> , <i>N. clivicola</i> , <i>N. confinis</i> , <i>N. crassulifolia</i> , <i>N. deflexa</i> , <i>N. divaricata</i> , <i>N. flaccida</i> , <i>N. foliosa</i> , <i>N. glauca</i> , <i>N. gracillima</i> , <i>N. incana</i> , <i>N. inconspicua</i> , <i>N. leptophylla</i> , <i>N. linearifolia</i> , <i>N. mollis</i> , <i>N. peruviana</i> , <i>N. platyphylla</i> , <i>N. sedifolia</i> , <i>N. tarapacana</i> , <i>N. tocopillensis</i> , <i>N. villosa</i> .
<i>Dolia</i>	Lindley, 1844	<i>Nolana albescens</i> , <i>N. laxa</i> , <i>N. leptophylla</i> , <i>N. salsoloides</i> , <i>N. sedifolia</i>
<i>Gubleria</i>	Gaudichaud, 1851	<i>Nolana baccata</i>
<i>Leloutrea</i>	Gaudichaud, 1852	<i>Nolana aplocaryoides</i>
<i>Nolana</i>	Linnaeus, 1762	<i>Nolana humifusa</i>
<i>Osteocarpus</i>	Philippi, 1884	<i>Nolana rostrata</i>
<i>Pachysolen</i>	Philippi, 1895	<i>Nolana incana</i>
<i>Periloba</i>	Rafinesque, 1838	<i>Nolana baccata</i> , <i>N. galapagensis</i> , <i>N. insularis</i> , <i>N. paradoxa</i> , <i>N. pterocarpa</i>
<i>Rayera</i>	Gaudichaud, 1851	<i>Nolana rostrata</i>
<i>Sorema</i>	Lindley, 1844	<i>Nolana elegans</i> , <i>N. acuminata</i> , <i>N. paradoxa</i> , <i>N. rupicola</i>
<i>Tula</i>	Adanson, 1763	<i>Nolana adansonii</i>
<i>Velpeaulia</i>	Gaudichaud, 1852	<i>Nolana leptophylla</i>
<i>Zwingera</i>	Hofer, 1763-64	<i>Nolana humifusa</i>



Figura 1: Distribución de *Nolana* en América del Sur.

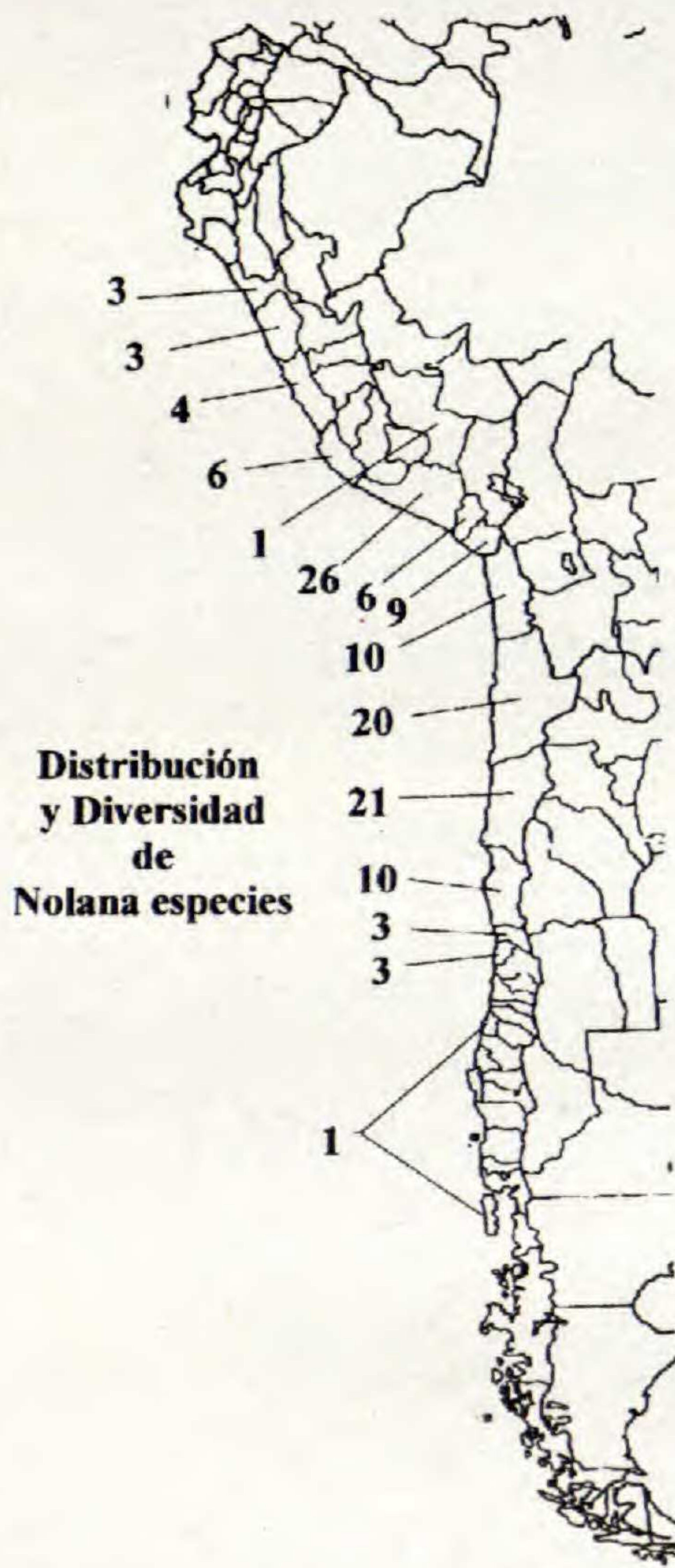


Figura 2. Distribución de la diversidad de las especies de *Nolana* en América del Sur.

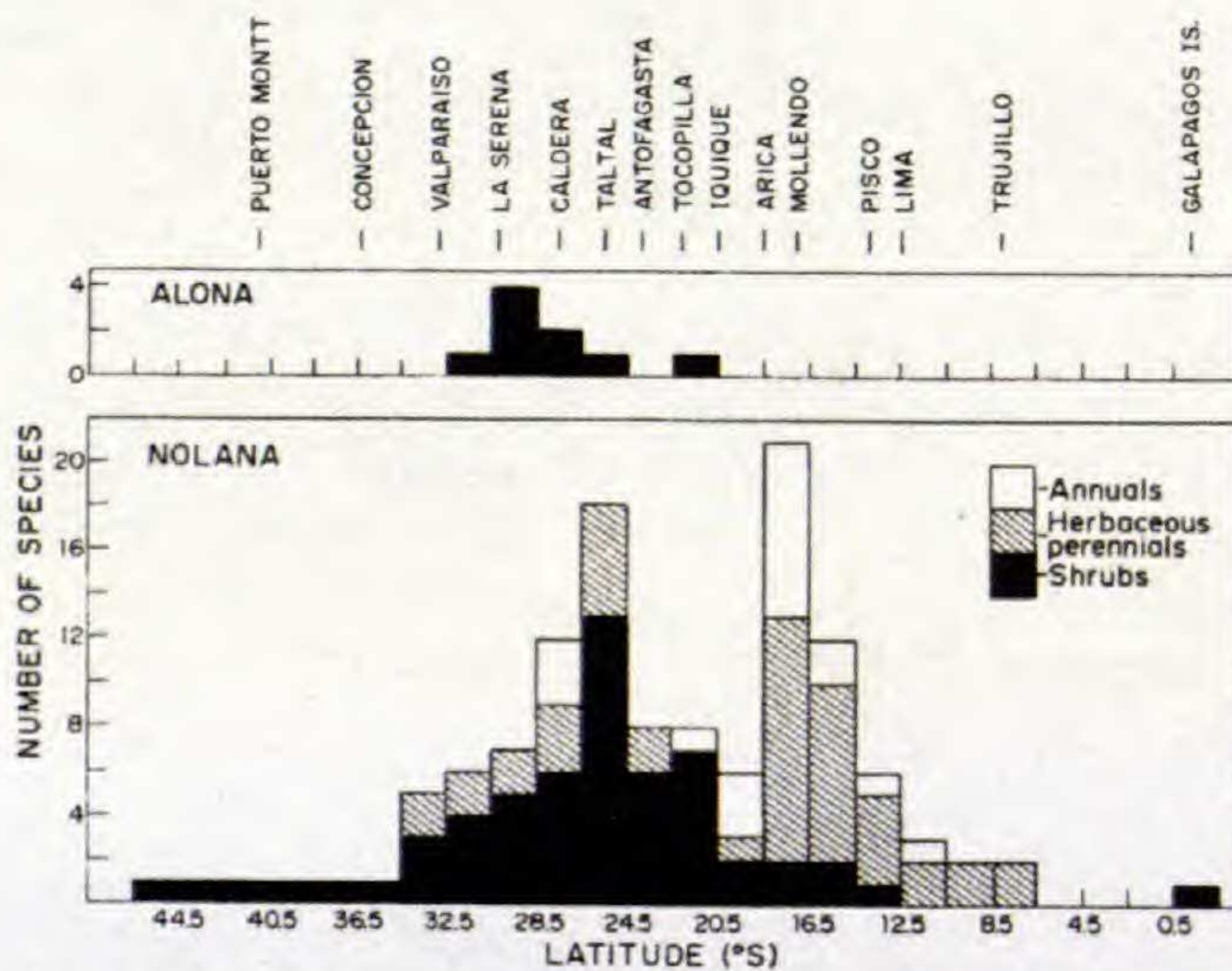


Figura 3. Distribución de los hábitos de *Nolana* (p.ej., anuales, perennes, arbustos) en la costa de América del Sur.



Figura 4: Nolana rostrata [Chile]



Figura 5: Nolana rupicola [Chile]



Figura 6: Nolana gayana [Perú]



Figura 7. Especimen seco de *Nolana pallidula* con sus ramas curvadas hacia adentro ilustrando su forma “globosa laxa”. La planta es sostenida por la autora, Miyuki Tago-Nakazawa, cerca de Tacna en el sur de Perú (marzo 1998).



Figura 8. Selección de corolas de *Nolana* ilustrando la variación en forma y color. [A]. *N. gayana* (Perú), [B]. *N. humifusa* (Perú), [C]. *N. adansonii* (Perú), [D]. *N. spathulata* (Perú), [E]. *N. aplocaryoides* (Chile), [F]. *N. stenophylla* (Chile), [G]. *N. rupicola* (Chile), [H]. *N. rostrata* (Chile)

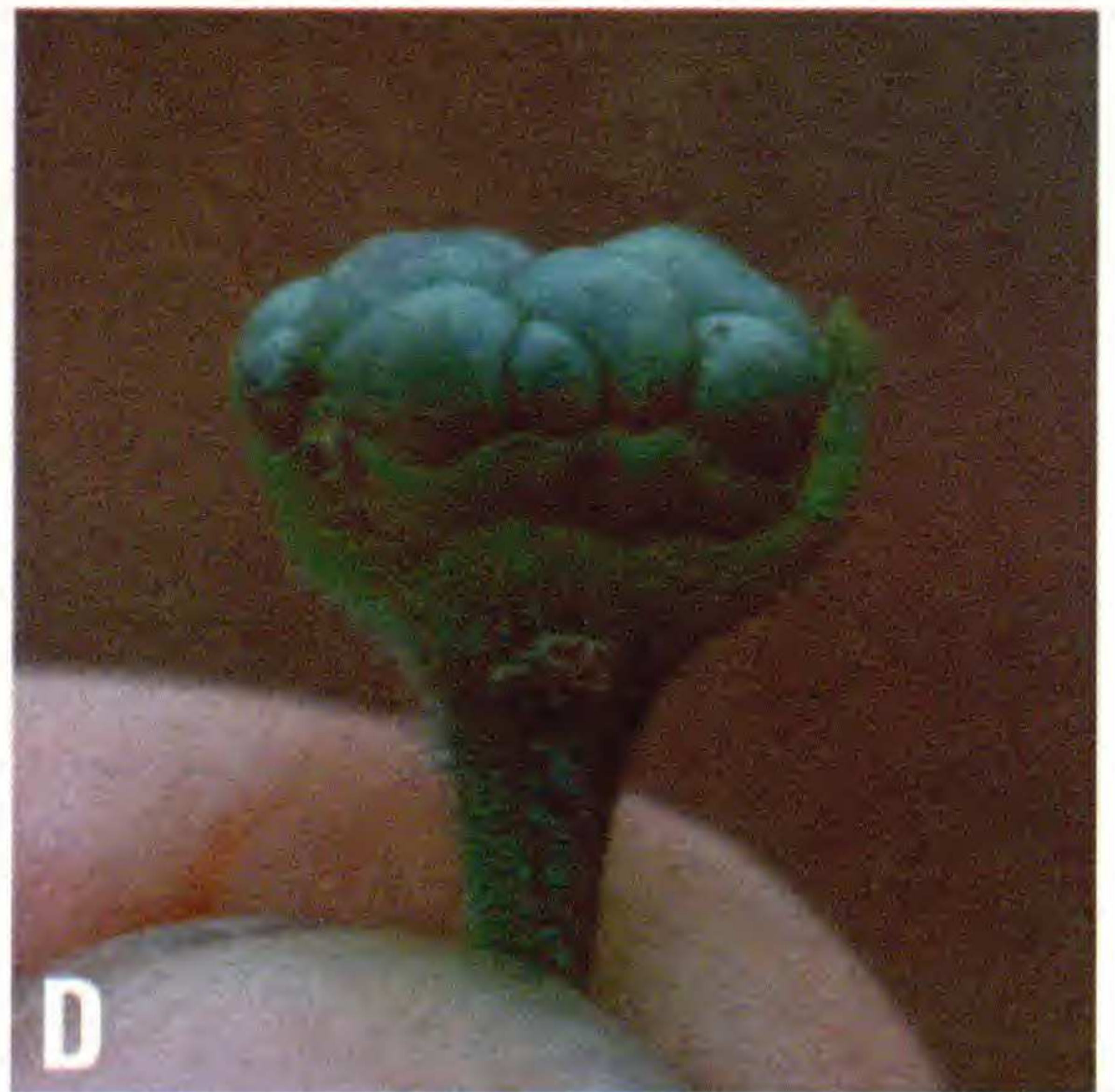
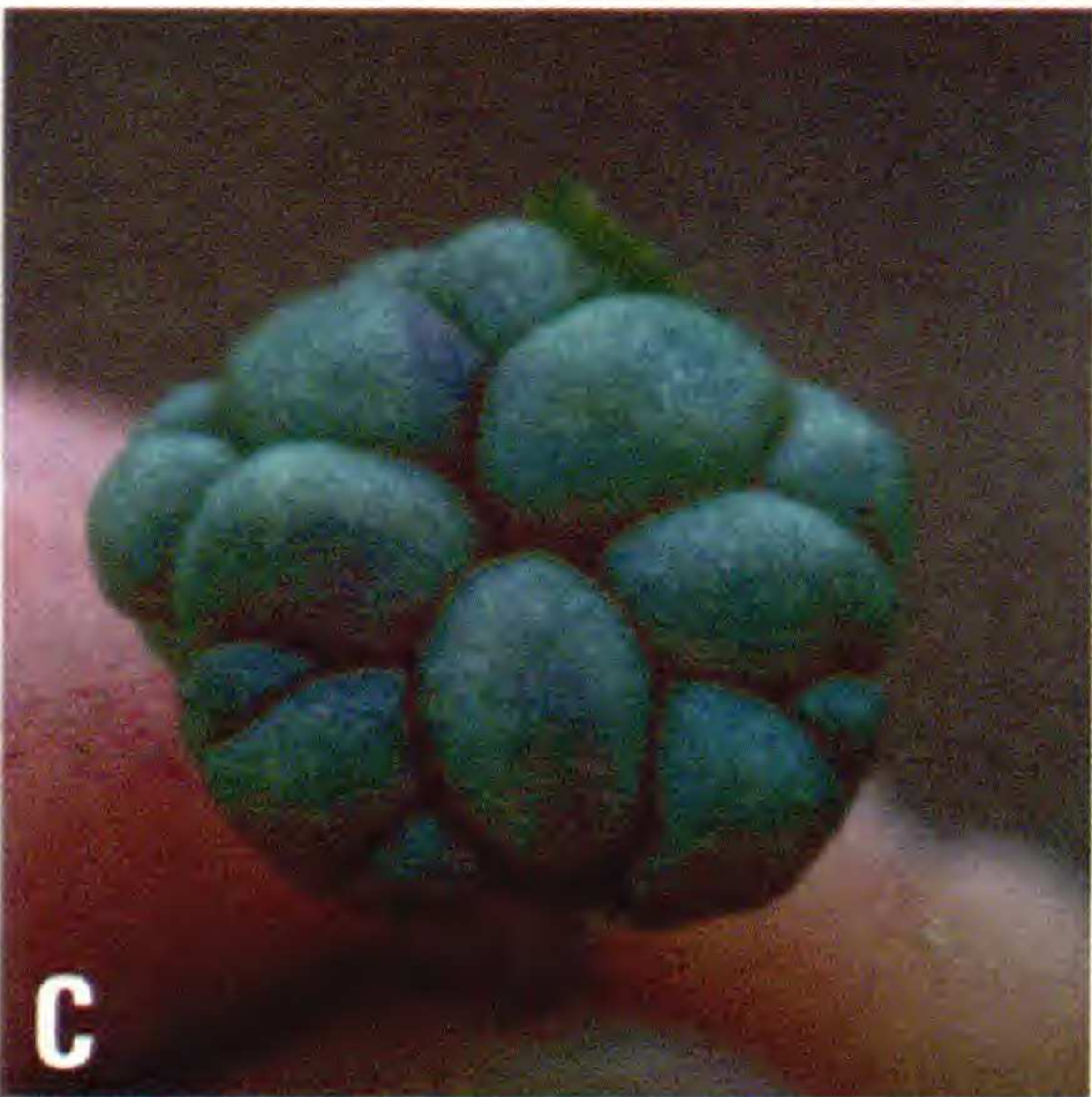
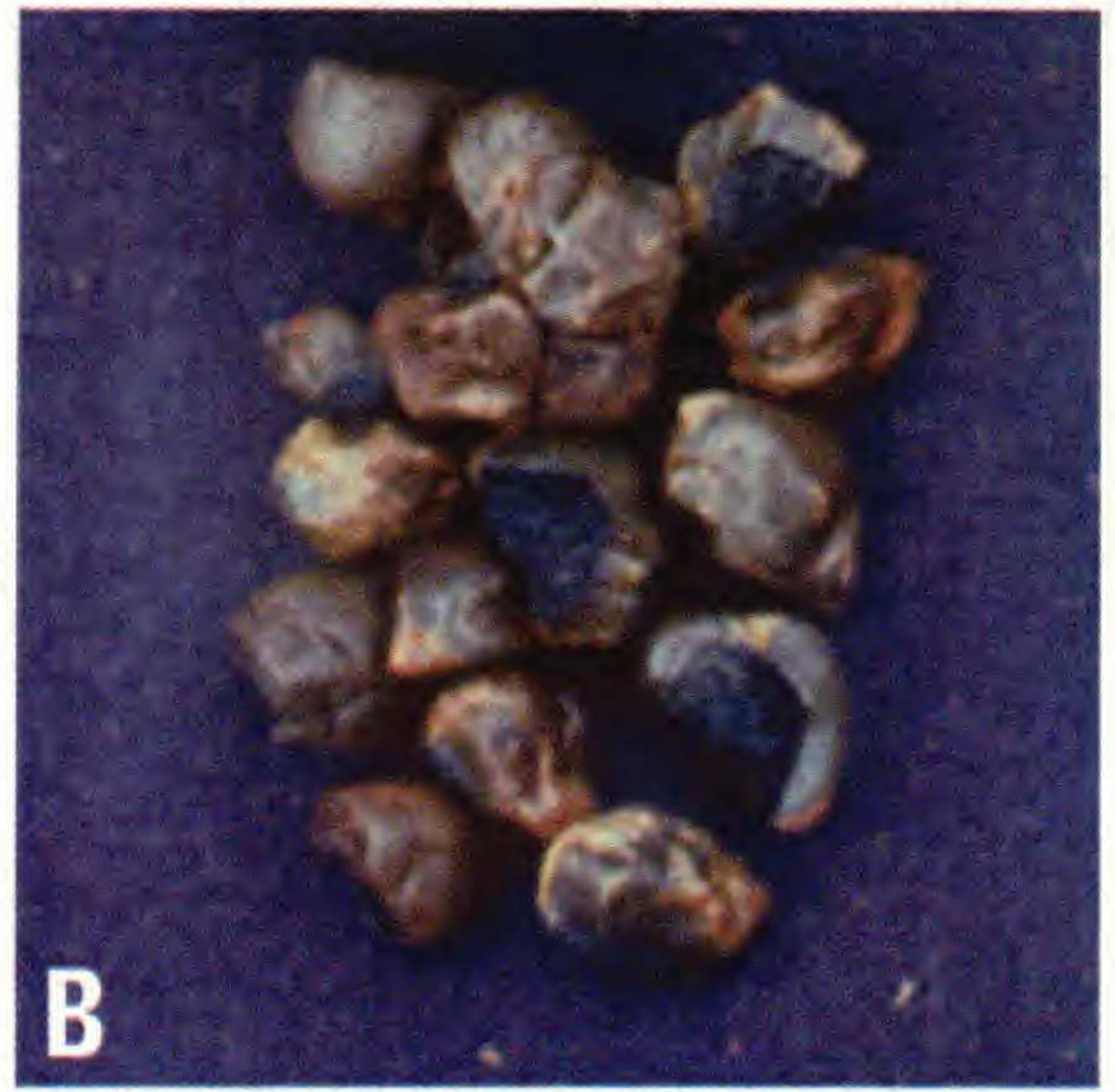
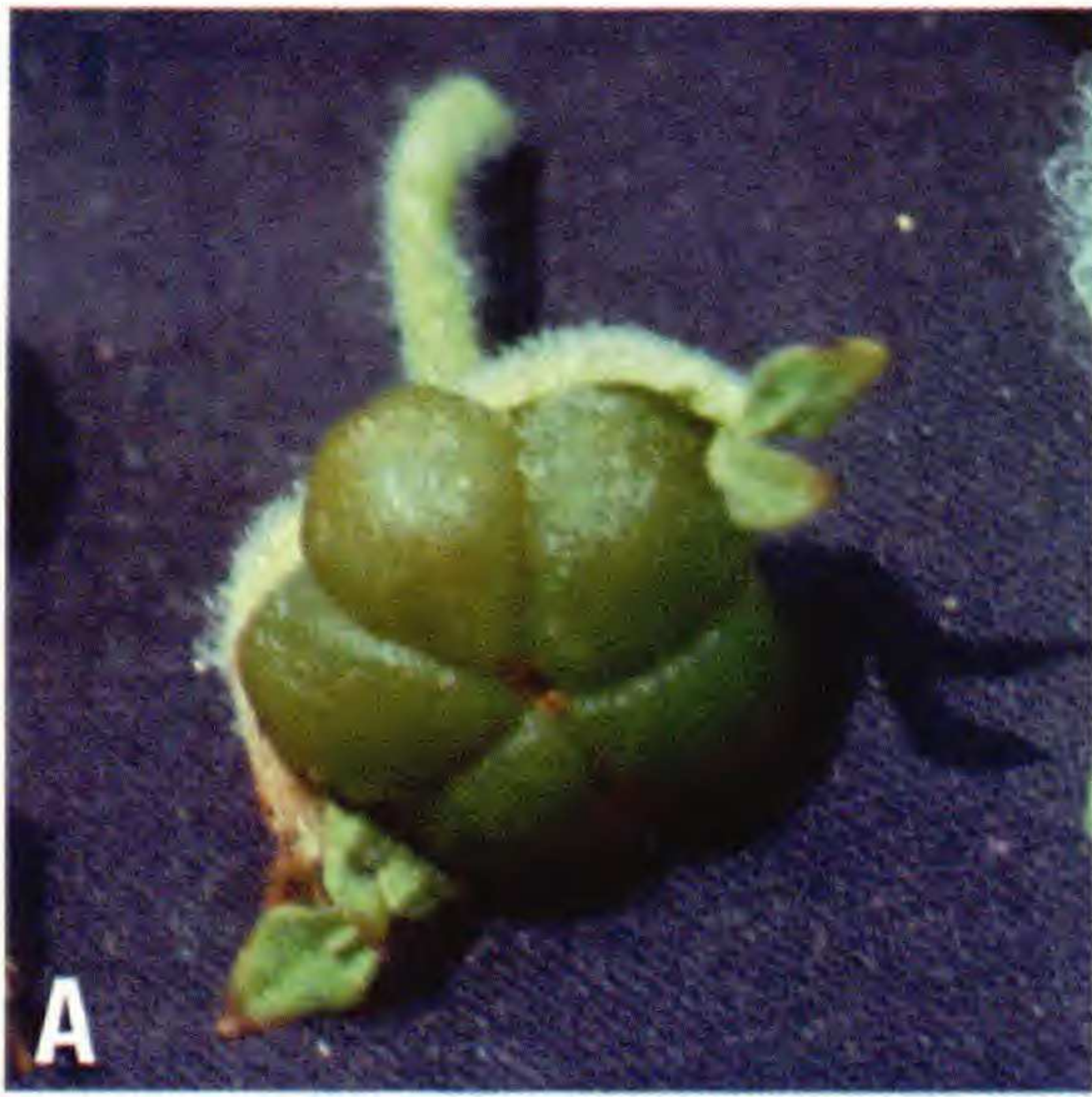


Figura 9. Mericarpos en especies de *Nolana*. [A] *N. spathulata* (fresco), [B] *N. spathulata* (malduro), [C] *N. elegans*, [D] *N. elegans* (vista lateral), [E] *N. rupicola*, [F] *N. stenophylla*.



Figura 10. Fotografía de *Nolana galapagensis* en un hábitat cercano al océano en las Islas Galápagos [A]. Hábito, [B] Flores.



ITS Strict Consensus

matK Strict Consensus

Figura 11. Arbol de consenso estricto de un análisis de parsimonia de *Nolana* a partir de la secuencia de datos ITS y *matK*. Los números se refieren a los siguientes grupos de especies: ITS [A] *N. galapagensis*, [B] *N. mollis*/*N. villosa*, [C] *N. diffusa*/*N. tocopillensis*, [D] *N. thinophila*/*N. cerrateana*, y [E] *N. acuminata*/*N. elegans*/*N. pterocarpa*. *matK* [F] *N. acuminata*/*N. elegans*/*N. pterocarpa*, [G] *N. inflata* basal a *N. arenicola*/*N. aticoana*/*N. cerrateana*/*N. confinis*/*N. lycioides*/*N. spathulata*/*N. thinophila*, [H] *N. coronata*/*N. scaposa*/*N. gayana*/*N. humifusa*, [I] *N. galapagensis*.

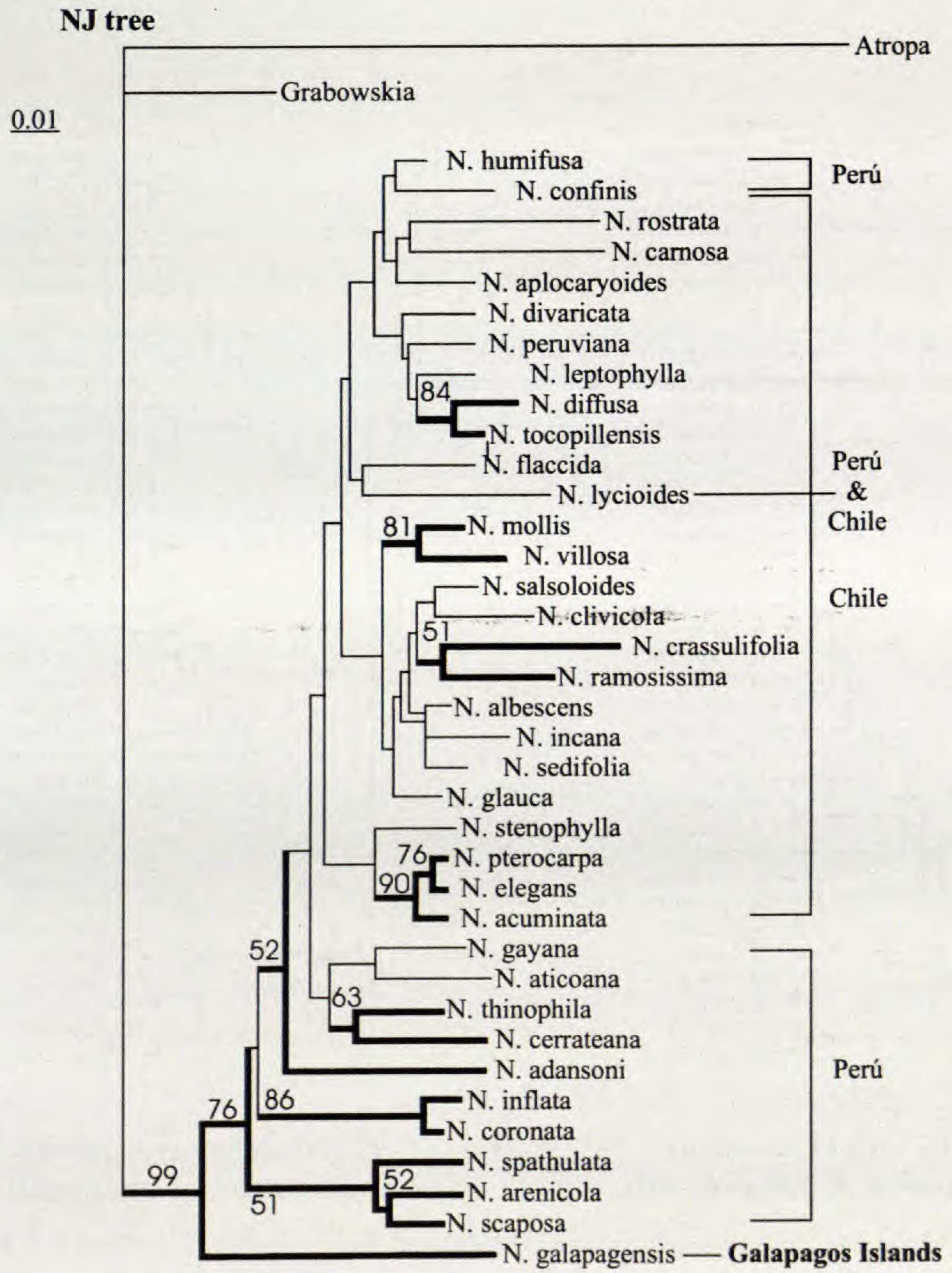
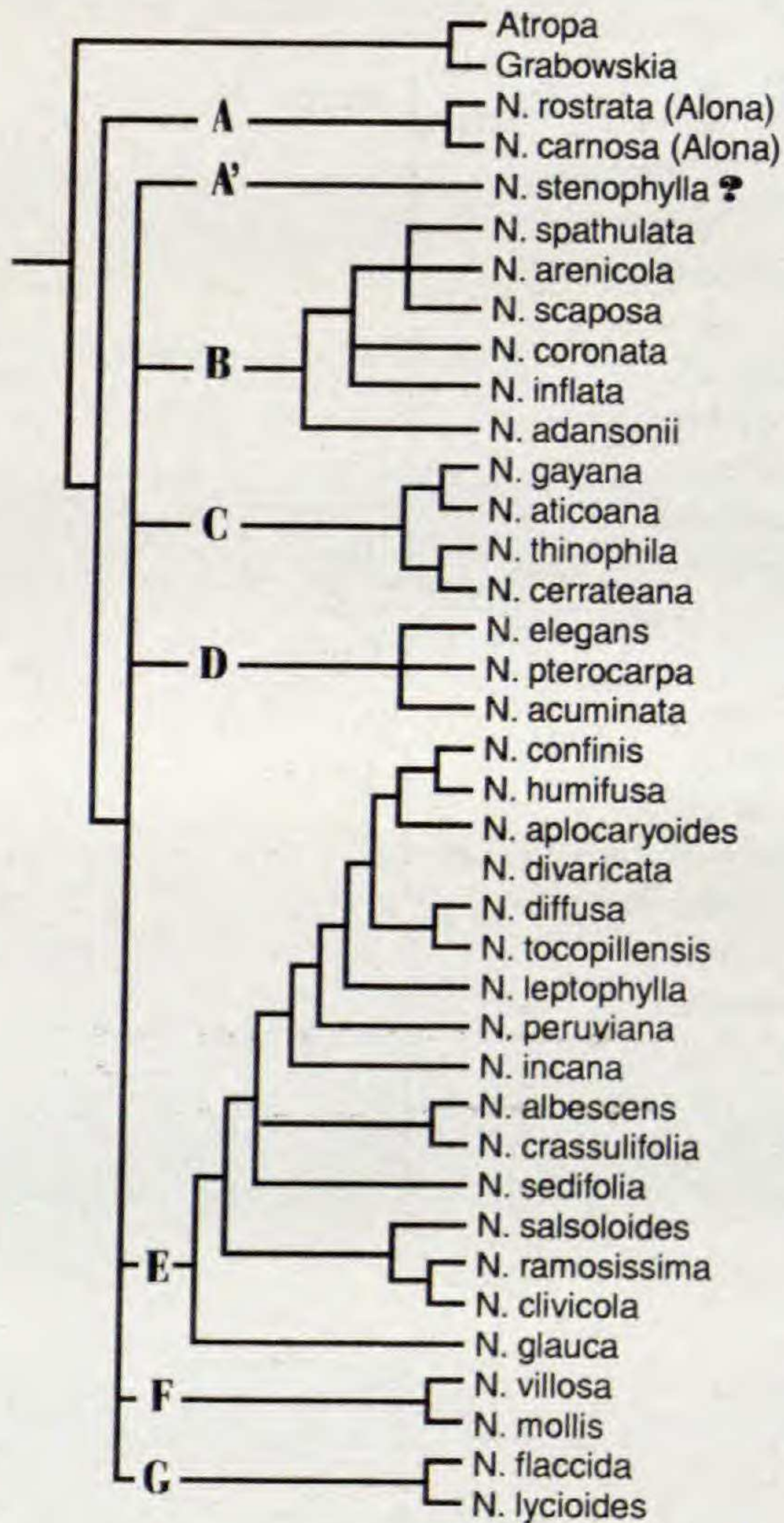
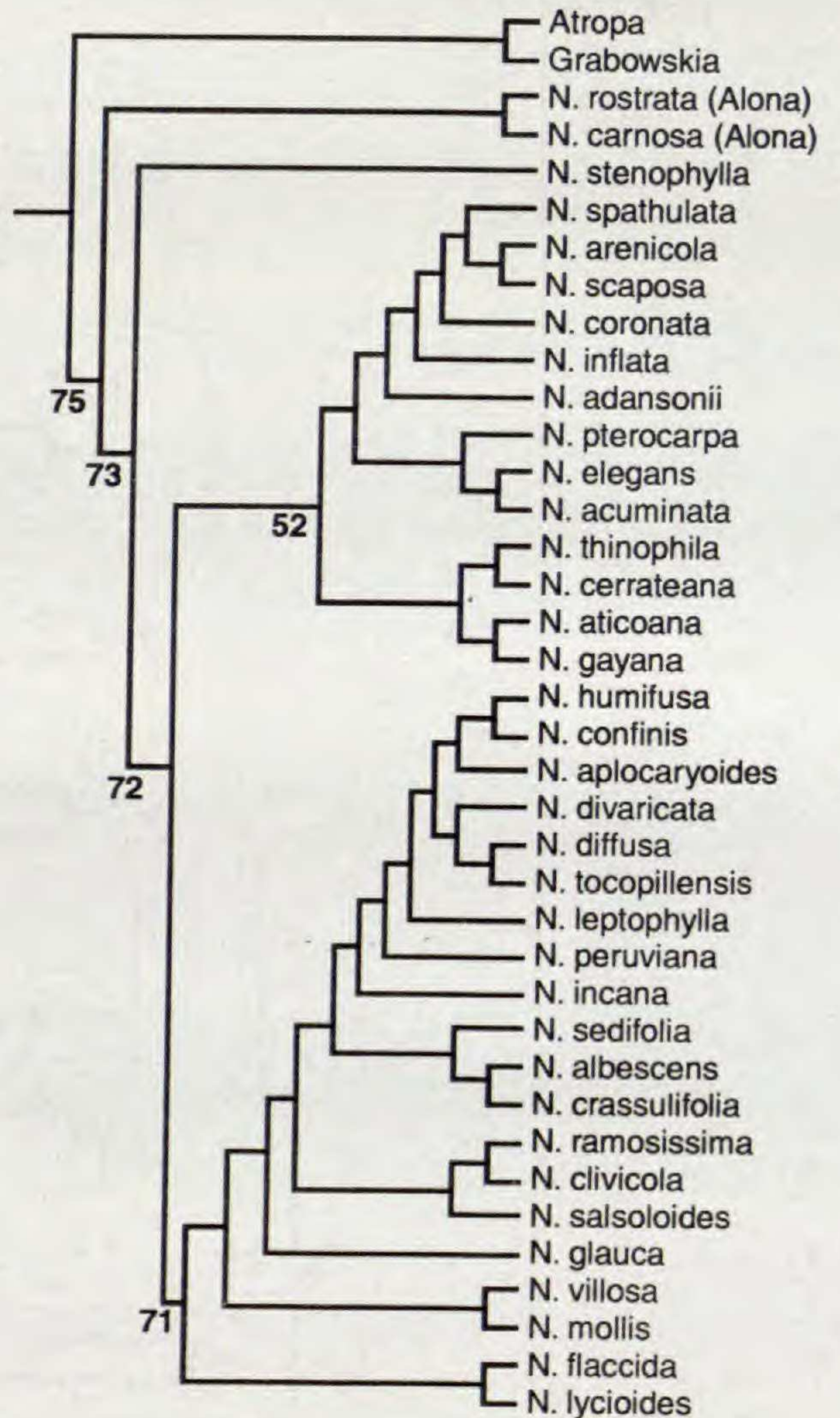


Figura 12. Filograma resultante del análisis "Neighbor-joining" de la secuencia de datos ITS. Las ramas en negrita indican valores "bootstrap" mayores de 50% y se proporcionan valores en cada nodo. Se indica también la distribución geográfica.



ITS Strict Consensus
(excluding *N. galapagensis*)



ITS Majority-rule (50%)
(excluding *N. galapagensis*)

Figura 13. Arboles de consenso estricto y "majority rule 50%" resultado el análisis de la secuencia ITS, con exclusión de *Nolana galapagensis* del análisis.

● = Chile ● = Perú

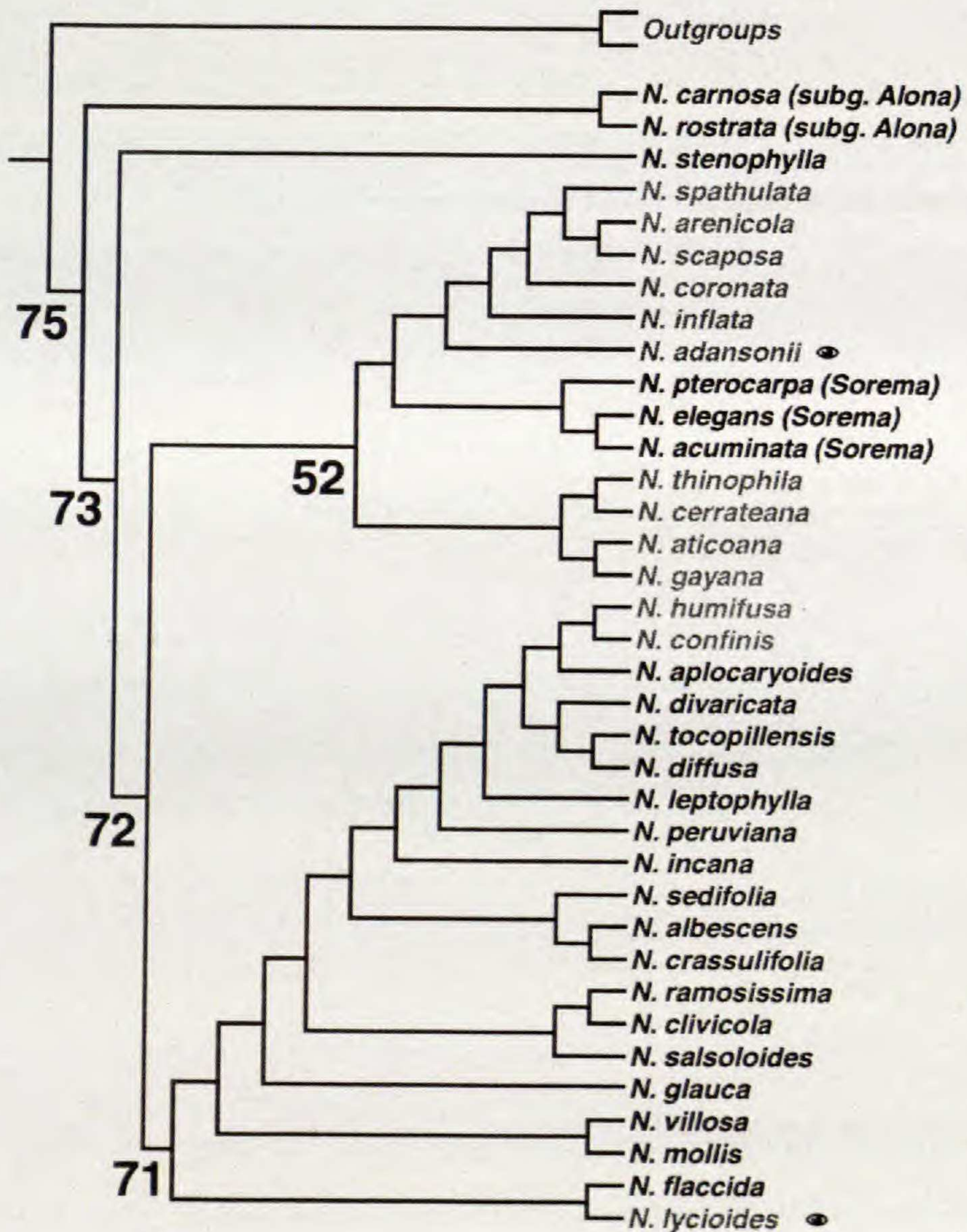


Figura 14. Distribución geográfica de las especies determinada por árbol de "majority rule 50%" de ITS, excluyendo *N.galapagensis*.

